Verlag von Gustav Fischer in Jena.

europäischen Schlangen.

ucktafeln und Photographien der lebenden Tiere.

Von

Dr. med. **Fritz Steinheil.**

5 Tafeln und beschreibendem Text. 1913. 4°. Preis: je 3 Mark.

lineatus var. sauromates Ball. — Tafel 2.

Leopardinus Bonap. — Tafel 4.

6 S. Text.)

Division of Mollusks
Sectional Library

ABDRUCK

AUS

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

EINUNDFÜNFZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, VIERUNDVIERZIGSTER BAND

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1914

Ex bibliotheca

Nicht im Buchhandel.

Uberreicht vo

Herrn Prof. Joh. Meisenheim
in dankbarer Ergebenheit
Pr.

Heft 1—3. Mit je ...

Erstes Heft: Tafel 1. Col. Quatuorlin... Trop. natrix var. Persa Pall. — Tafel 3. Col. Leop... Col. Leopardinus Bonap. — Tafel 5. Zamenis Dahlii Sav. (XII, ... 4°. 1913. Preis: 3 Mark.

Zweites Heft: Tafel 6. Col. Quatuorlineatus Lacép. — Tafel 7. Col. Quatuorlineatus Lacép. — Tafel 8. Col. Quatuorlineatus Lacép juv. — Tafel 9. Col. Quatuorlineatus Lacép. juv. — Tafel 10. Zamenis gemonensis var. viridiflavus Lacép. (9 S. Text.) 4°. 1913. Preis: 3 Mark.

Drittes Heft: Tafel 11. Tropidonotus natrix var. Astreptophorus Seoane. — Tafel 12 und 13. Tropidonotus natrix var. Astreptophorus Seoane juv. — Tafel 14. Tropidonotus natrix Linné. — Tafel 15. Tropidonotus natrix Linné, Gelege. (4 S. Text.) 4°. 1913. Preis: 3 Mark.

Naturwahre und zugleich wissenschaftlich brauchbare Abbildungen von Schlangen waren bisher auch in naturwissenschaftlichen Werken selten. Diese Lücke auszufüllen unternimmt der Verfasser in der vorliegenden Bildersammlung, die mit ganz besonderer Mühe und Sorgfalt hergestellt ist und beachtenswert Neues bietet. In gewissen Zeitabständen wird diese Sammlung, die natürlich auch durch Text erläutert wird, fortgesetzt.

Die Tierwelt, Nr. 11 vom 1. Juni 1913 (über Heft 1):

. . . Auf allen Gebieten finden wir Neuerscheinungen, die in ihrer Ausführung den fremdsprachigen gleichzustellen sind, manchmal sie aber weit übertreffen. Zu diesen gesellt sich nun und zwar an allererster Stelle das vorliegende Steinheilsche Prachtwerk. Das Werk will, wie die Vorrede sagt, versuchen, eine Sammlung von Photographien aller europäischen Schlangen nur nach lebenden Tieren anzulegen. Die Probe nun, die uns der Verfasser bietet, ist wohl das Vollendetste, was die photographische Kunst bieten kann. Auf fünf Tafeln in Kupferdruck zeigt uns dieser Meister der Photographie die schönsten Schlangenaufnahmen, die wir je gesehen haben, gehoben noch durch die vorzüglichste technische Herstellung des Druckes. Jeder Tafel ist eine Beschreibung der Art, sowie individuelle und biologische Notizen beigegeben, die zwar kurz gehalten, doch genügend über das abgebildete Tier informieren. Unzweifelhaft wird diese ehrliche Arbeit nicht nur in Fachkreisen die verdiente Anerkennung finden, sondern auch bei dem großen Publikum Aufmerksamkeit erregen und viele neue Interessenten der Terrarienkunde zuführen. Das erste Heft enthält außer dem informativen Vorwort zur Einführung eine kurz gehaltene Übersicht der systematischen Einteilung der europäischen Schlangen.

Natur, Heft 4 vom 15 Nov. 1913:

Selten kann man ein neues Unternehmen mit so ungeteilter Freude begrüßen, wie die fünf der ersten Lieferung beigefügten Tafeln. Was Reproduktionstechnik und Aufnahme anbetrifft, so kann man sagen, daß das Werk schlechthin vollendet ist und die besten Abbildungen von Schlangen bringt, die uns bisher zu Gesicht gekommen sind. Auch die beigegebenen kurzen Diagnosen und biologischen Angaben sind zuverlässig und sachgemäß. Hinsichtlich der Nomenklatur schließt sich das vorstehende Werk an die im gleichen Verlage erschienene Herpetologia Europaea an, zu der es überhaupt eine sehr dankenswerte Ergänzung darstellt. T.

Zentralblatt f. Zoologie, allgem. u. experim. Biologie, Bd. III:

Die wirklich vorzüglich ausgefallenen Tafeln stellen Coluber quatuorlineatus var. sauromates usw. vor. Der kurze einleitende und begleitende Text ist wissenschaftlich einwandfrei und bringt auch eigene Beobachtungen des Autors. Hoffentlich kann das schöne Bilderwerk in gleicher Weise fortgesetzt und auch zu Ende geführt werden. F. Werner (Wien).

QL
430.5
Z6E19
1914
Moll.

Division of Mollusks
Sectional Library

Beiträge zur Kenntnis der einheimischen Vitrinen.

Von

Ernst Eckardt, Jena.

Mit Tafel IV und 82 Textfiguren.

SMITHSONIAN
OCT 31 1933
LIBRARIES

Vorwort.

Die folgenden Untersuchungen über die mitteldeutschen Vitrinen wurden von mir unternommen, nachdem es mir im Herbst 1911 nicht gelungen war, genügendes Material der Gattung Vallonia aus der Gruppe der Heliciden zu beschaffen, deren Bearbeitung mir Prof. Joh. Thiele-Berlin empfohlen hatte. Die Aussicht auf neue Resultate war hier nicht annähernd so günstig als bei den Vallonien. Ich begann aber trotzdem, konnte dagegen erst im Sommersemester 1912 in Jena die Untersuchungen intensiver aufnehmen. Hier, bei Herrn Prof. Plate, fand ich eine reiche Anregung, für den Umfang und das Ziel der Studien die rechte Unterstützung. Darum möchte ich an erster Stelle meinem hochverehrten Lehrer den herzlichsten Dank aussprechen. Ihm verdanke ich auch eine Vergrößerung meines Materials. Ich erhielt von ihm:

8 Vitrina brevis aus Württemberg,

2 Vitrina Lamarkii-Teneriffa-Aqua Orteia,

so daß mir also einmal die süddeutsche Form, die bei uns nicht einheimisch ist, wie die atlantische Inselform zur Untersuchung stand. Wertvolle Hinweise bekam ich ferner von Herrn P. Hesse-Venedig, der mir gütigst die Manuskripte von F. Wiegmann † über Vitrinensektionen auf Erlaubnis des Berliner Museums zur Verfügung stellte. Desgleichen verdanke ich Herrn Prof. Thiele wie Herrn Prof. Simroth einige Winke. Der letztere machte mich erst auf die Wiegmannschen Notizen aufmerksam. Durch sie wurde es mir wesentlich erleichtert, auch die zwei anderen einheimischen Formen, nämlich Vitrina elongata und Vitrina diaphana in genügender Menge aufzufinden.

V. elongata fand ich am Nordabhange des Hausberges bei Jena in einer kleinen Bodenmulde in rund 60 Exemplaren bei ca. 10 Besuchen der Fundstelle.

Einen zweiten Platz entdeckte ich unterhalb der Kunitzburg über dem Saaltal, wieder da, wo der wasserdurchlässige Kalk sich gegen den wassersperrenden Röthhorizont absetzt und ein Abfluß stattfindet, der die mit Moos bedeckte Oberfläche auch im Sommer dauernd feucht erhält.

V. diaphana sammelte ich am Osthange des Inselsberges. Ehrmann gibt sie für den Lauchagrund in gleicher Gegend an. Wiegmann will aber im Lauchagrund, worauf wir später eingehen werden, eine stark differenzierte Abart von V. diaphana gefunden haben. Ob neben der normalen Form oder als alleinigen Vertreter des Gebietes, wird von ihm nicht gesagt. Im letzteren Falle wäre also die V. diaphana Ehrmanns auch die V. diaphana affinis Wiegmanns und nicht die typische Form, soweit man gerade bei dieser Art von Typus reden kann. Ich fand im Lauchagrund nach anfänglich vergeblichem Suchen am 31. Dez. 1912 sechs Tiere, die äußerlich echte Vertreter von V. diaphana waren. Drei waren aber sehr dunkel und klein, drei lichter grau und größer. Sie stammten dabei von genau derselben Stelle, etwa 1 km oberhalb von Tabarz. Ich fand sie am Rande der Laucha auf den ziemlich hohen Uferböschungen, die dauernd von Wassergischt besprüht waren.

Die Hauptmenge des Materials von V. pellucida, ca. 200 Stück, sammelte ich frisch am 9. Okt. 1912 50 km nördlich von Berlin. Bei Jena fand ich nur vereinzelte Tiere. Im Maximum einmal 10 Stück ebenfalls am Hausberge. Alle Jenenser Tiere waren, worauf ich noch später zurückkomme, kleiner und dunkler als der Durchschnitt der Exemplare aus der Norddeutschen Tiefebene.

Über die Methodik möchte ich das Folgende sagen:

Die Sektionen wurden unter dem binokulären Präpariermikroskop von C. Zeiss mit feinsten Präparier- und Insektennadeln ausgeführt; sowohl in vollkommen lebensfrischem Zustande, wobei man, meiner Ansicht nach, den klarsten Begriff für die morphologischen Verhältnisse der Genitalien erhält, wie nach Abtötung, zu der ich ziemlich alle bekannten Methoden anwendete. Am günstigsten erwies sich ½%ige Kokainlösung in frischem Leitungswasser. Der Tod trat nach ca. 2 Stunden ein, die Schleimabsonderung war relativ gering. Wärmestarre in ab-

gekochtem Wasser, eine Viertelstunde im Thermostaten, ist auch zu empfehlen, doch nicht, wenn man die Tiere fixieren will.

Chloralhydrat wie Hydroxylamin ist weniger günstig.

Ferner wurden alle Gewebe lebensfrisch als Quetsch- oder Zupfpräparate nach Art der älteren Autoren bei starken Vergrößerungen untersucht. Ebenso wurden Ausstriche gemacht, fixiert und gefärbt. Speziell von Leber und Zwitterdrüse.

Zur Fixierung gebrauchte ich zuerst die Deegenersche Mischung für Mollusken. Sie besteht aus:

20 Teilen gesättigter HgCl in wässeriger Lösung,
10 Teilen 0,5%iger Chromsäure,
1 Teil 1%iger Osmiumsäure,
1,5 Teil normale Essigsäure.

Hämatoxylinfarben geben hiermit sehr gute Bilder. Die Dauer der Fixierung ist dagegen genau auszuproben, je nach der Größe des Objekts. Ein Zuviel mazeriert ziemlich energisch die epidermalen Gewebe. 2 Stunden genügen für Größen um 1 cm. Auswaschen in Wasser. Anschneiden des Tieres, wenn im ganzen, empfehlenswert. — Die durchschnittlich besten Resultate gab die bewährte Methode Sublimat-Alkohol-Essigsäure. Warm und kalt angewendet. Günstig ist Zusatz von Osmiumsäure.

Serien wurden in den drei Orientierungen des Raumes von 5—100 μ geschnitten. Und zwar ganze Tiere wie einzelne Organe.

Gefärbt wurde vor allem mit Hämatoxylinen nach Delafield, Ehrlich, Heidenhain, Rosenbusch und Weigert. Die besten Bilder mit Heidenhain-Eisenalaun.

Nervenpräparate versuchte ich nach dem Golgi-Verfahren.

Totalpräparate, gefärbt und ungefärbt, machte ich von Organen wie ganzen Tieren nach einfacher Aufhellung in Xylol oder besser in einer Mischung von Isosafrol und Wintergrünöl. Über Spezielles spreche ich an den bezüglichen Stellen.

I. Einleitung.

Der Inhalt der vorliegenden Arbeit soll in der Hauptsache ein morphologischer sein. Dabei sollen aber überall, wo es wissenschaftlich möglich ist, die biologischen Gründe für die Formgestaltung wie die Formveränderung gegen nahestehende Gruppen aufgesucht und hervorgehoben werden, so daß wir am Ende den Organismus der fraglichen Tiere nicht bloß anatomisch, sondern auch biologisch verstehen können. Wo es nötig ist, werden also

auch die natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen der Tiere unter sich und den ihnen nächsten Gruppen berührt werden, soweit man darüber etwas aussagen kann.

Im besonderen wurde die Arbeit in der Absicht unternommen, einen Beitrag zur Anatomie einer noch hinreichend interessanten Pulmonatengruppe der Landgastropoden zu liefern, einer Gruppe, deren weitere Vertreter noch ein Studium im einzelnen beanspruchen können, bis die geschichtliche Entwicklung der Gattung so weit geklärt ist, als es unserer Wissenschaft möglich ist. Auf die Erforschung der Stammesgeschichte kann es dem heutigen Systematiker ja nur noch ankommen. Hierfür sind wir fast ausschließlich auf die vergleichende Anatomie angewiesen, denn die Embryologie wie die Paläontologie haben sich noch kaum mit der fraglichen Gruppe befaßt.

Es handelt sich um die Familie der Vitrinidae, speziell um die Gattung Vitrina, und zwar hieraus um die einheimischen Formen Mitteldeutschlands. Daß hier noch unbeantwortete Fragen und Unsicherheiten harren, ist leicht aus einem Satze Simroths aus dem Jahre 1890 zu entnehmen, den er an den Anfang einer Arbeit zur Kenntnis der Nacktschnecken (62) stellt. Es heißt dort: „Die Vitrinen erscheinen mir als diejenige Pulmonatenform, welche in mehrfachem Sinne Zeichen ursprünglicher Bildung noch jetzt aufweist und den Stamm abgibt oder doch dem Stamm am nächsten steht, von dem eine große Reihe anderer Lungenschnecken sich abzuzweigen scheint.“ Liest man nun im III. Molluskenbande Simroths (aus Bronns Klassen und Ordnungen der Tiere), wo er die Pulmonaten behandelt, an betreffender Stelle nach, so findet man hier, volle 22 Jahre später, die Bemerkung, daß die genauere Bearbeitung der Vitrinen bis dato nicht über die eigene Arbeit Simroths von 1890 herausgekommen sei. Der erste Teil jener Arbeit behandelt nämlich, wie man aus dem Titel (62) nicht ohne weiteres entnehmen kann, die Vitrinen. Und zwar auf ca. 40 Seiten ungefähr 25 Arten und Varietäten; dabei sind der eigentlichen Beschreibung ungefähr die Hälfte der Seitenzahl, einer allgemeinen phylogenetischen Diskussion ist der andere Teil gewidmet.

Das bestimmte mich in erster Linie, mich mit der Gruppe zu befassen, trotzdem namhafte Konchyliologen sich keine Resultate versprachen.

Ich wurde dagegen für mein Vorhaben durch die Erfahrung bestärkt, daß alle bisherigen Befunde, bis auf zwei Ausnahmen, die mir bekannt geworden sind, nur auf der Lupensektion be-

ruhen und nie ein Tier vollständig durchgearbeitet haben. Schnittserien scheint nur André in seinen ganz speziellen Untersuchungen über die Fußdrüse durch den Fuß von V. pellucida gemacht zu haben, wovon er eine Abbildung gibt, die ich zu korrigieren haben werde. Außerdem hat Bowell in „The Irish Naturalist" die Anatomie von V. pyrenaica nach Schnittserien beschrieben, ohne sich vorher durch die Sektion zu orientieren. Es sind grobe Irrtümer dadurch untergelaufen. Ich lasse die Arbeit unberücksichtigt. Erst genaue, z. T. nachprüfende, z. T. ergänzende Sektionen, die mit dem Präpariermikroskop der Kleinheit der Tiere ziemliche Sicherheit garantieren können, versprachen neben der Untersuchung dreifach orientierter Schnittserien genügende Resultate.

Drittens machte mich Herr Prof. Simroth auf eine Vitrine aufmerksam, die F. Wiegmann als nova species von Jena handschriftlich genau beschrieben haben sollte. Es war also sehr wünschenswert, das Tier an der bezeichneten Stelle zu suchen und, mit Berücksichtigung der Wiegmannschen Notizen darüber, näher zu untersuchen und zu besprechen.

Endlich tauchten im Verlaufe der Arbeit Fragen allgemeineren Interesses auf, die ich, soweit es mir möglich, zu beantworten versuchte, sonst zur weiteren Bearbeitung und zur Diskussion stellte.

Es ist das unter anderem aus der Anatomie, die Klarstellung vom Wesen des vielfach mißdeuteten „Semperschen Organes", über das, wie die Literatur bis 1912 beweist, eine reichliche Unklarheit herrscht.

Damit glaube ich die Hauptlinien meiner Arbeit angedeutet zu haben.

Ich referiere nun in einem ersten Abschnitt, was über die bisherige systematische Einordnung der Vitrinen zu berichten ist. Danach folgt als eigentlich erstes Kapitel die Beschreibung der untersuchten Arten nach Körpergestalt, Größe, Färbung und Bildungen der Haut, soweit hier noch eine Ergänzung mir erforderlich scheint. Erst daran schließen sich die anatomischen Abschnitte, die nach den einzelnen Organsystemen gegliedert sind. Ich werde dabei das „Sempersche Organ", auf das der Begriff Organ allerdings kaum anzuwenden ist, als eigenes Kapitel behandeln.

Den Schluß bildet eine Zusammenfassung der Resultate und schließlich ein Kapitel noch über die Geschichte der Gattung Vitrina an der Hand von biologischen Faktoren. Nochmals will ich hier betonen, daß meine Untersuchungen bei der Beschränkung der Formenzahl keinen definitiven Abschluß für die Gattung zu

geben vermögen. Dazu bedarf es Studien auf breiterer Basis, die genau genug auszuführen einem Einzelnen kaum möglich ist, wenigstens nicht in den Grenzen einer Dissertation. Von verwandten Formengruppen läßt sich also nur heranziehen, was bereits über sie in der Literatur vorliegt.

Embryonen wie jung ausgeschlüpfte Tiere von V. pellucida und V. elongata habe ich ebenfalls in Serien von 5 μ geschnitten. Die Befunde werden hier und da eine kleine Ergänzung gestatten.

Die kontinuierliche Entwicklung der Organsysteme zu verfolgen, wäre bei Vitrina vielleicht lohnend, jedoch eine Arbeit für sich.

II. Systematische Stellung der Gattung Vitrina.

Wir orientieren uns also zunächst über die systematische Stellung unserer Gruppe nach neueren Werken. Man sieht sofort, daß hier noch ziemliche Unklarheit über eine schärfere Einordnung herrscht.

Die älteren Werke von Pfeiffer (33) und von Rossmaessler (43) lasse ich überhaupt außer Betracht.

Geyer (13a) gibt in seinem Buche ein System unserer Landpulmonaten auf anatomischer Grundlage von Caesar R. Böttger. Es ist für unsere Zwecke darum abzulehnen, weil es nur die beschalten Landschnecken Deutschlands umgreift und indem es eng verwandte Nacktschneckengruppen, die zweifellos aus beschalten hervorgegangen sind, einfach ausschließt, eigentlich wenig Anspruch auf Natürlichkeit machen kann. Geyer selbst schiebt hinter den Testacelliden die Limaciden als zweite Familie ein, stellt aber in die dritte, nämlich die Vitriniden, auch die Gruppen Conulus, Hyalina, Vitrea, Zonitoides und Zonites als Gattungen zur ersten Gattung Vitrina.

Dasselbe gilt für das System, das Goldfuss (14b) gebraucht. Im Prinzip gleiche Einteilung finden wir bei Clessin (9).

Wie weit hierfür praktische Gründe wirklich maßgebend waren, vermag ich nicht abzuschätzen. Doch sollte, nachdem die Simrothschen Arbeiten schon über 20 Jahre alt sind, auch hier in den Bestimmungsbüchern das Neue eingegliedert, Falsches gestrichen werden.

So stellt Goldfuss die Dandebardien noch unter den Titel der Agnatha. Ein Kiefer ist bekanntlich längst von Pfeffer entdeckt. Ebenso spricht er von den Liebespfeilen der Vitrinen,

die, wie beim Erscheinen seines Buches schon seit 10 Jahren bekannt war, gar keinen Liebespfeil haben, sondern nur eine vermutlich homologe Drüse, nicht ein analoges Organ nach Art der Zonitiden und Heliciden.

Solche Fehler schaden an nebensächlicher Stelle wenig. Sie dürfen aber nicht als wesentliches Merkmal hervorgehoben werden. Die neueste und beste natürliche Systematik im weiteren stammt von Simroth und ich werde sie am Ende der Abhandlung heranziehen.

Für alle Gruppen, die z. B. Geyer als Vitriniden vereinigt, gilt äußerlich nur die Übereinstimmung in der Schalenbildung. Alle haben eine durchsichtige, glasartig glänzende Schale mit starker Depression des Windungskegels, der sich im Maximum kaum merkbar erhebt. Beide Kriterien stimmen aber auch für die Dandebardien, die sicher nicht vitrinenähnlich sind. Die dünne, durchsichtige Schale kommt auch den Succinea-Arten zu, die den Clausilien nahestehen.

Weil nun alle diese Formen anatomisch als ziemlich primitiv resp. alt sich erwiesen, so gilt vorläufig noch ihre Schale, besonders, wo sie morphologisch hochentwickelt ist, nicht für rückgebildet, sondern gleichfalls primitiv. Dies jedoch mit der gehörigen Reserve. Denn alle jene Gattungen leben an feuchten Orten, und es ist augenblicklich schwer zu sagen, ob wir es dabei nicht mit sekundärer Anpassung und Konvergenz zu tun haben. Das wesentliche aber, was uns hier angeht, ist folgende Tatsache und Überlegung. Wir kennen heute (vgl. Plate 37) nur eine primäre Entstehung der Asymmetrie verbunden mit spiraliger Einrollung des Intestinalsackes in sehr langer, phyletischer Entwicklungsreihe. Die Nacktschneckenbildung, d. h. die Rückbildung des Spindelkomplexes ist in vielen Parallelen beobachtet. In allen Fällen blieb aber die primär geschaffene Asymmetrie der inneren Organe bestehen. Darum ist es unmöglich, daß sich Formen mit stärker eingerolltem Eingeweidesack von solchen mit schwach gewundenem Gehäuse innerhalb des Pulmonatenstammes ableiten können, denn das würde ja eine sekundäre Aufrollung voraussetzen. Und, was das Wichtigste ist. Wir finden in der Natur noch kein Beispiel dieses Prozesses. Darum ist es auch von selbst überflüssig, damit zu spekulieren. Ich weiß nun nicht, welche „andere Pulmonatengruppen“ außer den Limaciden Simroth meint, für die die Vitrinae Stammformen abgegeben haben sollen, denn ich sehe nur eine absteigende Reihe in der Schalenreduktion. Alle

anderen Pulmonaten des Landes haben eine stärker aufgewundene Schale als die Vitrinen.

Dies Moment scheidet die Gattung Vitrina scharf von den anderen. Bei echten Vitrinen haben wir im Maximum drei Umgänge, bei den anderen der „Familie" im Minimum vier, im Maximum sieben Umgänge. Erstere Schalenform ist stets elliptisch, letztere kreisförmig. Innerhalb der Gattung ist ferner die Abstufung der Aufwindung größer und markanter als bei den anderen, die echte Gehäuseschnecken sind. Das Körpervolumen ist im Verhältnis zum Schalenraum gewachsen oder der Schalenraum hat sich verkleinert, und zwar finden wir eine Reihe Typen mit immer stärker sich ausstreichender Schale. Man schuf darum zwei Gruppen, nämlich die Helico- oder Phenacolimaces und die Semilimaces. Zu ersteren rechnete man die Formen, die sich noch ganz in ihr Gehäuse zurückziehen können, zu den letzteren die, deren Gehäuse in der Hauptsache nur noch dem Eingeweidesack und Pallealkomplex Raum bietet. Die von mir untersuchten Arten sind danach im Verhältnis 1:3 zu verteilen, d. h. die Schalenrückbildung überwiegt innerhalb der Gattung. Nur V. pellucida gehört also in die Subfamilie der Helicolimaces; V. diaphana, V. brevis und V. elongata zu den Semilimaces. Durch Hinzuziehen aller bekannten Formen würde sich das Verhältnis zugunsten dieser zweiten Gruppe der Semi- oder Oligolimaces noch vergrößern.

Nach der Schalenmorphologie klafft zwischen Vitrinen und Limaciden wieder eine beträchtliche Lücke, wenn man die rezenten Vertreter vergleicht. Sie ist äußerlich größer als zwischen Vitrinen und Hyalinen nach der anderen Seite. Nur durch Sichten eines großen Materials in anatomischer Hinsicht war ein Hinweis zu gewinnen, der zeigte, daß zwischen beiden Gruppen, den Vitrinen und Limaciden, phylogenetische Zusammenhänge bestanden.

Über die Stammformen der Vitrinen selbst wissen wir nichts. Wir können nur den vorhin erörterten Gedanken als erste Voraussetzung festhalten, daß solche Stammformen entweder eine stärker oder mindestens gleichweit aufgewundene Schale besessen haben müssen als der Gattungsvertreter, der heute die meisten Umgänge zeigt.

Die schärfere Vergleichung begann erst mit der Anatomie. Sie wurde leider in gewisser Weise einseitig. Denn von A. Schmidts (45) Sektionen an, die zeitlich ziemlich die ersten waren, verlegte sich bald das Schwergewicht ganz auf die Kritik der Geni-

talien, weil sie meist am markantesten den originellen Zug der Art zeigen. Wir werden die Resultate der einzelnen anatomischen Arbeiten an den bezüglichen Stellen erörtern. Dabei wird sich, wenn wir erst selbst unsere Arten gründlich kennen lernten, zeigen, wie weit die Gruppe überhaupt einheitlich aufzufassen ist und wie weit die alte Einteilung nach den Schalen, die von den deutschen Autoren ebenso wie von Moquin-Tandon (29), Pollonera (36) und Stabile — Mollusques vivants de Piémont — angewendet wurde, natürlich und darum gerechtfertigt war.

III. Die äußere Morphologie.

Zur Untersuchung gelangten die folgenden Formen:

1. Vitrina pellucida Müll. aus der Norddeutschen Tiefebene.
2. Vitrina pellucida Müll. vom Rand des deutschen Mittelgebirges.
3. Vitrina diaphana Drap. vom Osthang des Thüringer Inselsberges.
4. Vitrina diaphana Drap. var. affinis (Wgm.) Lauchagrund bei Tabarz.
5. Vitrina brevis Fér. aus Württemberg.
6. Vitrina elongata Drap. vom deutschen Mittelgebirge (Inselsberg bis Hänge des Saaltales).

Bei Clessin (9) wie bei Goldfuss (14b) ebenso bei A. Lehmann (22) findet man ziemlich genaue Angaben, die die Tiere äußerlich charakterisieren. Nach dem Habitus scheidet sich V. pellucida scharf von den anderen (Textfig. 1). Bei dieser nämlich fällt zuerst die Schale ins Auge, bei den anderen das Tier. Das Gehäuse bildet bei jener den Kulminationspunkt und wird in der üblichen leichten Schrägstellung nach links getragen. In der Ruhelage, die nicht in einem totalen Zurückziehen ins Gehäuse, sondern hauptsächlich in einem horizontalen Zusammenziehen der Sohle und entsprechend des Nackens und Kopfes sich markiert, tritt jene Präponderanz der Schale um so deutlicher hervor. Beginnt das Tier dagegen zu kriechen, wie es bei plötzlich einfallendem Licht meist geschieht, so sinkt die Schale wieder

Textfig. 1. Vitrina pellucida, lebendes Tier, ca. 5 mal vergrößert.

nach links ab und das um so mehr, je lebhafter die Bewegung und je vollständiger damit die Ausstreckung ist. Doch nie wird bei V. pellucida eine absolut horizontale Schalenlage erreicht, sondern sie bleibt immer etwas geneigt. Eine vollständig horizontale Lage tritt erst bei V. diaphana und den anderen Formen ein (Textfig. 2 u. 3). In der Ruhe wie beim Kriechen liegt hier die Schale platt in der den Vitrinen eigentümlichen Rückenmulde des hinteren Fußteiles. Die Schalenmündung ist in die Quere gezogen, das Gewinde so gesenkt, daß die Spitze des früheren Kegels mit den Windungshöhen in einer Ebene liegt. Es läßt sich eine kontinuierliche, nur sanft gewölbte Linie im Profil über den Rücken verfolgen (Textfig. 2b). Die Schale schmiegt sich vollkommen in die gestreckte Form des Tieres. Das geht so weit, daß ein ungeübtes Auge beim Sammeln eine V. elongata beispielsweise eher für eine kleine Nacktschnecke auf den ersten flüchtigen Blick halten wird, denn für ein beschaltes Tier, zumal die Schale viel intensiver vom Mantel bedeckt wird als bei den Daudebardien, die eine relativ kleinere Schale besitzen. Ein Semilinax in der Ruhestellung mit der durch die Kontraktion bedingten Körperüberhöhung ähnelt ebensosehr einem ruhenden echten Limax, wie uns das schnelle, lebhafte Kriechen der Tiere ebenso nötig wieder an das gleiche Verhalten der Limaxarten im Gegensatz zu den Arionen erinnern muß.

Textfig. 2a. Vitrina diaphana, lebendes Tier, ca. 5 mal vergrößert aus dem Lauchagrunde.

Textfig. 2b. Vitrina diaphana, Seitenansicht.

Textfig. 3. Vitrina elongata vom Hausberg bei Jena.

Angaben über die Körpergröße nach der Längsachse schwanken nun naturgemäß sehr mit dem Kontraktionszustand. Das Messen abgetöteter Tiere hat darum kaum irgendwelchen Wert. Die Größe lebender, geschlechtsreifer Tiere variiert ebenfalls in ziem-

lich weiten Grenzen. Im allgemeinen werden 2 cm maximal kaum überschritten. Bei V. pellucida maß ich meist 15—16 mm. Die stattlichste Länge bei der schlankesten Form, nämlich V. elongata, mit 22 mm. V. diaphana schwankt um 18—20 mm. Von V. brevis standen mir nur Spiritusexemplare zur Verfügung. Im Kontraktionszustand der Ruhelage verkürzt sich die Länge fast auf die Hälfte. Junge, frisch aus dem Ei geschlüpfte Vitrinen sind gedrungen in allen Formen wie die Jungen der meisten Tierarten überhaupt. Die Länge eines jungen Tieres von V. pellucida, das vielleicht 2 Tage das Ei verlassen hatte, betrug 1,5 mm.

Die Schale der Vitrinen lagert etwa im zweiten Drittel der totalen Körperlänge, so daß der gut und ausgesprochen gekielte Schwanz noch beträchtlich, ca. 5 mm hinter der Schale sichtbar ist.

Allen Schalen gemeinsam ist der glasartige Glanz und die Durchsichtigkeit. Man sieht das Pulsieren des Herzens, ebenso die rhythmischen Kontraktionen der großen zur Lunge führenden Randvene; ferner die Strömungen in der Niere, das Schlagen der großen Leberarterie und das Vorwärtsrücken der Fäzes im Rektum. Die Durchsichtigkeit der Schale beruht nicht bloß auf der geringen Ausbildung der Kalkschicht, wie man glauben könnte. Denn die Durchsichtigkeit verliert sich bald, wenn man die leeren Schalen der geringen Lösungskraft des Wassers oder Alkohols (nicht destilliertes Wasser) aussetzt. Die vermutlich molekulare Änderung des kristallinen Kalziumkarbonats, die den Durchtritt des Lichtes dann verhindert, scheint dabei nicht bloß auf der angegriffenen Oberfläche zu beruhen. Ebensowenig stammt sie von der gleichzeitig eintretenden Trübung der Konchyolinhaut, des Periostrakums, das freilich nebenher durch Wasserentziehung in Alkohol von seiner Durchsichtigkeit einbüßt. Wir kommen bei der genaueren Schalenuntersuchung darauf zurück. Morphologisch interessiert bei den Vitrinenschalen das mächtige Überwiegen der organischen Hüllsubstanz gegen die Kalkschichten der Schale, die sich mit jener nicht mehr oder noch nicht decken. Es bildet so eigentlich das Periostraktum die Schalenform, der Kalk nur eine mehr oder minder partielle Auskleidung.

Er fehlt überall da, wo die Schale sich fest und dauernd an den Körper anschmiegt, oder von seinen Anhängen, wie den Mantellappen dauernd bedeckt wird. So fehlt der Kalk in der Region der Schwanzmulde und der Zone der Mündung, wo der Schalensaum vom linken Schalenlappen, wie wir gleich sehen

werden, dauernd eingefaßt und überdeckt wird. Doch gilt das nicht in steigender Entwicklung für die Formen.

V. pellucida (Textfig. 4a und 4b, *PS*) hat allerdings die schmalsten Hautsäume und die solideste Schale. V. diaphana (Textfig. 7) dagegen, die sich schalenmorphologisch hier anschließen würde, ist viel kalkärmer und besitzt viel breitere Konchyolinzonen oder -säume als V. elongata (Textfig. 5b, *PS*), die die relativ kleinste Schale und die bedeutendste Überwachsungstendenz zeigt. Ist sonst die V. diaphana aus dem Lauchagrunde vom typischen Artvertreter äußerlich nicht zu unterscheiden, so läge höchstens in der pergamentartigen dünnen Schale, die der Varietät zukommt, ein erstes, aber schwaches Kriterium. Simroth erwähnt für V. diaphana ebenfalls die auffallend schwache Kalkentwicklung bei Tieren, die von den deutschen Alpen stammten. Ich bin darum geneigt, es rein auf Kosten der Umgebung zu setzen, nicht als Artmerkmal zu betrachten.

Goldfuss gibt nämlich für Helix hortensis eine Vergleichstabelle von Schalengewichten von Tieren, die aus geologisch verschiedenen Gegenden stammten. Es zeigen sich dabei unglaubliche Differenzen in Kalkreichtum und dicker Schale und Kalkarmut mit dünner Schalenwandung. Geologisch-petrographisch aber setzt sich der Lauchagrund aus Granitporphyr, Rotliegendem und Zechstein zusammen. Also ein kalkarmes Gebiet. Bei Versuchen an Süßwasserschnecken hat sich gezeigt, daß bei Kalkzufuhr die Schale der Tiere sehr bald eine Verstärkung erfährt.

Für genaue Angaben der Schalengrößen ist es hinderlich, daß man an der Schale nicht bestimmt entscheiden kann, ob sie ausgewachsen ist oder nicht, falls kein Vergleichsmaterial vorliegt.

Durchschnittsmaße nach F. Wiegmann und Clessin für V. pellucida sind in Millimetern:

Großer Durchmesser . . .	4,5—4,8
Kleine Achse	3,6—3,8
Höhe	2,6.

Dabei hat Wiegmann wohl jede Schale, die durch seine Hände ging, peinlich gemessen, wie man aus seinen Notizen sieht. Es fällt darum auf, wenn Goldfuss, dem vermutlich Hallenser Tiere vorlagen, 6 mm als Durchschnitt für die große Schalenachse angibt.

Ich selbst habe an einem Exemplar von Nauen (Mark) sogar die Maße:

6,3 mm, 5,4 mm, 3,2 mm

genommen. Das erreicht beinahe die Größe von V. major. Wir sehen hier eine Differenz bei derselben Art zwischen den Tieren des Mittelgebirges und denen der Ebene, die wir noch berücksichtigen werden. Für V. diaphana schwanken nach Goldfuss die Maße wie folgt:

6,8 mm, 4,5 mm, 3—3,5 mm.

Wir sehen daraus eine deutliche Streckung der Hauptachse gegen den Querdurchmesser.

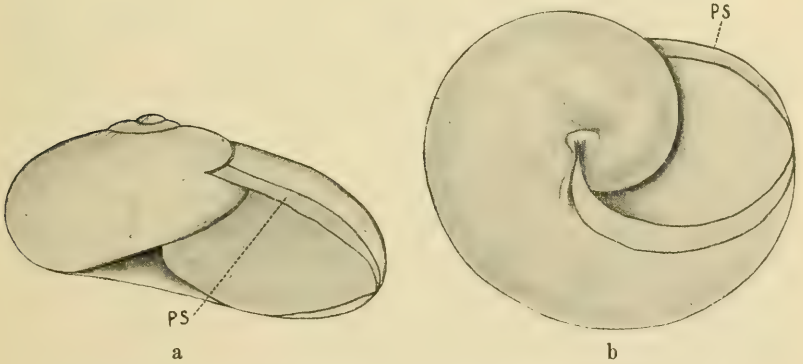
Der Wert für die Höhe differiert auffällig bei Wiegmann. Er gibt nämlich 4—5 mm, eine auffällig hohe Zahl an. Für V. elongata stimme ich mit Wiegmann ziemlich genau überein, wohl darum, weil wir auf derselben Stelle gesammelt haben. Wiegmann maß:

4,5 mm, 3 mm, 1,5—2 mm.

Ich maß:

4,9 mm, 2,8 mm, 1,6 mm und 2¼ Umgänge.

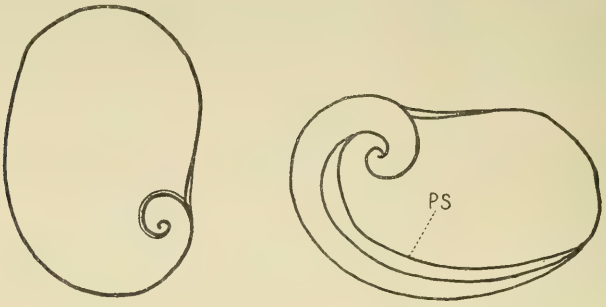
Unterscheiden lassen sich die Schälchen am besten nach dem Gesamthabitus, weshalb ich auf die Textfig. 4, 5, 6, 7, verweise,



Textfig. 4a u. b. Schale von Vitrina pellucida, 23mal vergrößert.

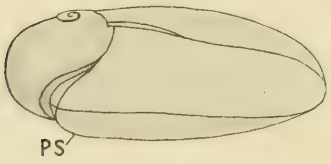
die in 16facher Vergrößerung, letztere nach einer Wiegmannschen Skizze im Verhältnis 14:1, angefertigt sind. Allesamt tragen durch die sukzessive Anlagerung der Kalkzonen eine feine, leicht wellige Streifung. Die Schale der Embryonen läßt gleichmäßig verteilte, porenartige Vertiefungen auf der ganzen Fläche des Periostrakums erkennen, deren Entstehung gerade so unklar ist wie ihr späteres

Verschwinden. Diese runden Einsenkungen der Schalenhaut finden sich nur in dieser, also im Periostrakum. Sie sind bei V.



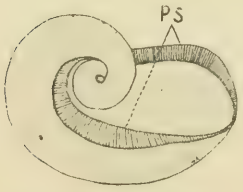
Textfig. 5a u. b. Schale von Vitrina elongata.

elongata größer und untereinander weiter gestellt; bei V. pellucida an sich kleiner, aber zahlreicher. Bei stärkerer Vergrößerung sieht man, daß jede Vertiefung ein rund begrenztes Feld siebartiger Grübchen darstellt.



Textfig. 6. Schale von Vitrina clongata.

Das zweite, nächst der Schale charakteristische Gattungsmerkmal der Vitrinen ist die Ausbildung des Mantels. Er scheint in einer funktionellen Beziehung zur Schale zu stehen, die bei anderen Gruppen nicht annähernd so scharf hervortritt. Es ist ein Funktionstausch zwischen Mantel und Schale als Bedeckungsorgane für den Körper eingetreten. Mit verringerter Schalenoberfläche ist der Mantel weiter und mächtiger ausgebildet wie z. B. bei V. elongata und V. brevis; dagegen überwiegt bei V. pellucida die Ausdehnung der Schale bedeutend und die Mantelfläche tritt zurück (vgl. Textfig. 1 u. 3). Doch schon die Inselvitrinen von den Canaren und Azoren passen nicht in dieses Schema. Sie haben eine relativ wohlentwickelte Schale und ebenso beträchtliche Mantellappen, die die Schale mindestens so weit zu decken vermögen, wie die Mantellappen bei V. elongata. Wahrscheinlich hat bei jenen das wärmere Klima begünstigend auf die Bildung eines doppelten Schutzes eingewirkt.



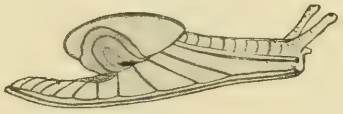
Textfig. 7. Schale von Vitrina diaphana (nach Wiegmann). 14 mal vergr.

Rein oberflächlich morphologisch differenziert sich der Mantel in vier Lappen oder Streifen, die von den älteren Autoren als rechter und linker Schalenlappen, vorderer und hinterer Körperlappen unterschieden werden. Die Grenze beider Gruppen ist höchstens durch die sekundäre Verwachsungslinie mit dem Nacken gegeben. Der größte ist die sog. Mantelkapuze, die vom Nackenwulste nach vorn das Tier bedeckt. Gelegentlich fand ich zwei Exemplare von V. elongata, denen dieser Teil fehlte (Textfig. 8, 9). Er war nach dem Augenschein bei 23facher Vergrößerung offenbar nicht durch eine Verwundung verloren worden.

Noch ziemlich weit vorn, nicht so weit hinten, wie Behme (5) schreibt, etwa unter dem dritten Viertel der Schalenmündungsbreite wird rechts durch einen eiförmigen Einschnitt in die Mantelmasse das Atemloch gebildet. Es trägt an seiner oberen Wölbung hinten eine feine Kerbe oder Spalte (Textfig. 1, *K*), die wir bei Limax wiederfinden. Ebenfalls vom Spirakulum nach links hinüber zieht sich über die Basis der Mantelkapuze die Nackenfalte, die Simroth für V. diaphana betont und abbildet (62). Sie findet sich nach ihm bei den Amalien wieder. Sie scheint mir vor allem durch die Muskelansätze der Fasern aus dem Nackenwulst bedingt, denn sie ist im Leben kaum sichtbar, tritt dagegen im Tode bei V. diaphana ziemlich scharf hervor.

Textfig. 8.

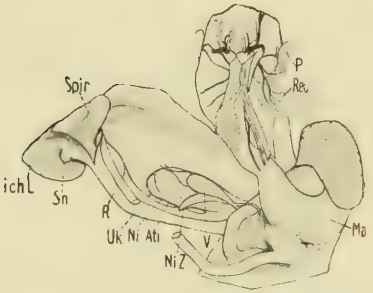
Textfig. 9.



Textfig. 8 u. 9. Zwei Tiere von Vitrina elongata mit abnormer Mantelausbildung.

Hinter dem Nackenwulste schlägt sich nach hinten über den Schalenrand hinauf der linke Schalenlappen. Man könnte auch sagen, er spanne sich quer vor den oberen Schalenrand, denn er ist an seiner unteren Basis durch die Mantelrinne bestimmt, in der der Mündungssaum der Schale eingebettet liegt, die er also überdeckt. Hinter dem Atemloche, mit dem linken Schalenlappen verschmolzen, zieht sich der Mantel zu dem sanft blatt- oder löffelförmig gerundetem (Textfig. 1, *ll*) rechten Schalenlappen aus. Die Kerbe in der Wölbung des Spirakulums verrät wohl noch die alte Verwachsungsgrenze. Je nach seinen Muskelaktionen reicht dieser Lappen über oder bis an die Höhe der Spindelachse, so daß vom

Gewinde entweder das Ganze oder ein sektorenähnliches Stück bedeckt wird. V. elongata vermag mit diesem Schalenlappen bereits die ganze hintere Schale bis auf den linken, vorderen Komplex, unter dem Herz, Niere und Lunge liegen, zu bedecken (Textfig. 3, *ll*). Bei V. pellucida zeigt der Rand des Lappens eine feine bogige Kerbung. An seiner unteren Basis verwächst er bei allen Tieren mit dem vierten Teile des Mantels, der von links her als ein verschmälertes Band, immer der Schale dicht anliegend, zwischen Fuß und Bruchsack hindurch nach rechts herumläuft. Dieses Band ist streng morphologisch der unter dem Eingeweisedack gelegene Mantel überhaupt. Seine Säume, die sich oben zur Kapuze, rechtem und linkem Schalenlappen ausgedehnt hatten, sind hier zu einer äußeren starken und unten schwächeren aufgekippten Leiste reduziert, die über sich eine nach außen offene Rinne lassen. In diese Rinne kommt der untere Schalenrand zu liegen. Sie ist also die Fortsetzung der Mantelrinne, in der auch hier der Bildungssaum für das Periostrakum sich findet, wie wir später sehen werden. Sie entspricht also auch physiologisch dem oberen Teile.



Textfig. 10. Anatomisches Übersichtsbild von Vitrina pellucida. 23 mal vergr.

Durch diesen vierten Abschnitt wird die Abschnürung des Eingeweidesackes vom Körper auf seiner unteren Basis exakt bestimmt.

Die Verwachsungsstelle dieses Mantelbandes mit dem rechten Schalenlappen zeigt im Querschnitt ein dreieckiges Profil durch die Einschmiegung, die das auslaufende Band zwischen Körperwand und Wölbung der Schale erfährt.

Es endet unterseits in einer kleinen gerundeten Schnibbe (Textfig. 10, *Sn*), während der rechte Schalenlappen nach vorn einen kegelförmigen Fortsatz trägt, der sich unter das Atemloch und den rechtsseitigen hinteren Endlappen der Kapuze schiebt. Damit ist das Spirakulum fest umschlossen.

Der ganze Mantel ist am lebenden Tier in dauernder Bewegung und Tätigkeit. Besonders schön sieht man bei V. elongata kontinuierliche, sanfte Wellen von hinten nach vorn verlaufen, die sich auch als ein exzentrisches Parallelensystem auf den rechten Schalenlappen erstrecken. Der Wert dieser Muskelkontraktionen scheint

mir in der Unterstützung der Schleimsekretion zu beruhen, denn sie ruhen fast ganz in der Ruhestellung der Tiere, während der auch die Schleimabsonderung sehr gering ist. Wir finden diese Muskelwellen wieder bei dem Mantel der Limaciden, bei denen sie im Leben bereits zu einem dauernden Wellensysten wurden, das erst mit dem Tode vergeht.

Wenn A. Lang (p. 611) meint, der über die Schale geschlagene rechte Schalenlappen der Vitrinen diene zum „Reinigen der Schalenoberfläche", so ist das kaum anzuerkennen. Ich vermag aus tieferen phylogenetischen Gründen hierin nur eine Entwicklungsphase oder Anlage zu dem erwähnten Funktionstausch zwischen Mantel und Schale zu sehen, dessen Vollendung bei den Limaciden erreicht ist. Günstige Klimabedingungen haben bei den Limaciden die Entwicklung unterstützt, die durch andere Verhältnisse bei den Vitrinen zum Stillstand gebracht wurden, wie wir am Ende sehen werden.

In der Färbung der Tiere lassen sich zwei Formen unterscheiden. Simroth hat in seiner Naturgeschichte der Nacktschnecken (62) das Pigmentproblem vielseitig behandelt, ohne, meiner Ansicht nach, vollkommen das Rechte zu treffen.

Sehen wir zunächst, wie die Vitrinen gefärbt sind. V. pellucida, die Form der Niederung, hat keine einheitliche Pigmentierung, sondern ein bald schwächer versprenkeltes und ganz fein punktiertes, bald zu Flecken angehäuftes Pigment, das sich dunkelschwarzbraun von der rötlichgrauen Fleischfarbe der wasserreichen Schneckenhaut abhebt.

Nur in einigen Teilen, wie am Spirakulum, dem Dach der Atemhöhle und der Fußsaumrinne, tritt eine energische Schwärzung auf. Ferner muß auffallen, daß die Artvertreter, die ich bei Jena, also am Rande des Mittelgebirges und in einer ca. 200 m höheren Lage sammelte als die übrigen, wenn auch nicht einheitlich, so doch merkbar stärker pigmentiert waren als die Tiere der norddeutschen Tiefebene. Bei den echten Gebirgsformen ist die Färbung oberseits geschlossen. Es gibt nur eine Abtönung oder Aufhellung in dorsoventraler Richtung. Der Mantel, der den ganzen vorderen Körper meist bedeckt, ist satt schwarzblau bis dunkel blaugrau, etwas lichter sind Nacken und Kopf, während an den Körperflanken die Färbung bis zu glasigem Blauweiß abnimmt. Einfarbigkeit in diesem Sinne besitzen also V. diaphana, V. elongata und V. brevis.

Simroth erwähnt Pigmentauflösung zu Flecken auch bei Exemplaren von V. diaphana. Aus seinen Materialangaben ist

ersichtlich, daß die Mehrzahl seiner Tiere dieser Art aus den Auwaldungen bei Leipzig, also dem vorgeschobensten Siedlungsgebiet ins Flachland stammte. Meine Tiere von der Höhe des Thüringer Waldes waren einheitlich durchgefärbt. Die Deutung der ganzen Pigmentfrage können wir erst gründlich erörtern, wenn wir auch die Pigmentverhältnisse im Innern des Körpers zu berücksichtigen vermögen. Hier läßt sich nur sagen, daß die düstere, schwarzblaue Färbung der Gebirgstiere in ihren Waldlebensgebieten mit schwachem Lichte wohl, wenn auch in geringerem Grade, als Schutzfärbung zu dienen vermag. Dabei glaube ich aber nicht, daß solche Farbe einen Schutz bietet gegen einen am Boden suchenden Vogel, der etwa nach Amselart das tote Laub, unter dem sich die Schnecken verborgen halten, durchforscht.

Wir betrachten weiter den Kopf der Tiere. Die Augenträger von V. pellucida sind die relativ längsten. Bei V. diaphana und V. elongata sind sie etwas stämmiger, am Ende weniger kolbig verdickt. Sie tragen oben die Augen, leicht nach einwärts gekehrt. Die Bedeutung letzterer Sinnesorgane für die Nahrungssuche ist darum auch wohl ziemlich nebensächlich, denn wenn erst auf ca. 2 mm ein scharfes Bild entsteht, wie Meisenheimer (26) erwähnt, so hat sich der feine Tastsinn der Fühler schon etwa zu gleicher Zeit genauer darüber orientiert.

Die kleinen Fühler haben höchstens ein Viertel der Länge der Ommatophoren.

Das dritte Paar, die Lippentaster oder Mundlappen (Leydig), Lippententakel (Meisenheimer) bilden zwei kurze, stämmige trapezförmige Organe mit breiter Basis und leicht gewölbter Oberfläche, die stets der Unterlage zugekehrt ist. Sie sind nicht für sich einstülpbar, wenn auch in gewissem Grade zurückziehungsfähig.

Die äußeren Lippen, die man auch als äußere Oberlippe einheitlich bezeichnen könnte und die bei erstickten Tieren sich sehr gut markieren, umgeben den Mund in Hufeisenform. Sie sind durch Muskelansätze radiär voneinander abgeteilt, so daß ungefähr gleichgroße Segmente entstehen. Die Zahl variiert. Ich zählte bei V. pellucida im Durchschnitt 10 Lippenteile.

Aus der Zeichnung Sempers (50) geht nach Sarasin (44) hervor, Semper habe bei einem kontrahierten Limax, bei dem er das „Sempersche Organ" entdeckte, den durch die Kontraktion in die Mundspalte eingestülpten Teil der Lippenwülste und Mund-

lappen — die nämlich zu dem problematischen „Semperschen Organ" gehören — als normal in der Mundhöhle liegend, aufgefaßt. Wir werden auch diese Frage im anatomischen Teil zu behandeln haben.

Am Unterrande des Mundes, wo die Lippenwülste fehlen, wölben sich zwei symmetrische, vertikalgestellte Unterlippen in das Innere der Mundhöhle vor. Die Muskelansätze, die ihre Aktionen bewirken, sind hier so gelagert, daß beide Unterlippen in eine einheitlich verschmolzene glatte Basis übergehen, im Gegensatz zur Oberlippe. Die Skulptur aller bisher beschriebenen Teile ist ziemlich gering. Nur bei der V. diaphana aus dem Lauchagrunde ist die Umgebung der Lippen von warzigen Erhöhungen umstellt, die reich an Schleimzellen sind.

Dagegen finden wir auf der übrigen Körperhaut ein symmetrisches Furchensystem, das im Prinzip mit dem von Daudebardia harmonisiert. — Die Projektion der Hautfläche, abgesehen von der Sohle, würde eine Ellipse ergeben, in der ein Radialstrahlensystem von einem Zentrum zur Peripherie läuft. Dies Zentrum liegt beim Tiere etwas in der Mitte seiner Längsachse. Der Achse parallel laufen zwei Furchen, die vom Nackenwulst nach vorn zum Munde ziehen, wo sie sich in der zarten, polygonalen Felderung jener Hautpartien verlieren. Sie lassen nur eine ziemlich schmale Zone zwischen sich. Alle anderen, die sich von den Körperflanken ab nach hinten allmählich verdichten, laufen nach unten. Das erste und zweite Paar mündet rechts oberhalb und unterhalb der Genitalöffnung, links an der Basis des kleinen Fühlers (Textfig. 2b, *SF*).

Die übrigen verbinden sich mit der Fußsaumrinne, die sie dadurch in einzelne Abschnitte zerlegen. So zählte ich bei V. pellucida für Körperflanke und Schwanz jederseits 10, jedoch auch 11. V. diaphana aus dem Lauchagrund besitzt die meisten; fünf entfallen noch auf die eigentliche Körperwandung, d. h. auf das Stück vom Kopf bis zum Mantelband, wo sich der Eingeweidesack gegen den Fuß abgrenzt. Hier beginnt dann dorsal zunächst die Schwanzmulde oder Schalenmulde, die schon von Semper beschrieben worden ist. Dieser Schwanzteil bis zum dorsalen Kiel, also zur beiderseitigen Grenze, weist bei der Vitrine aus dem Lauchagrund noch 12 Furchen jederseits auf. V. elongata steht mit durchschnittlich 12 Furchen auf die ganze Strecke, in der Mitte. Für V. brevis ließen sie sich auf den stark kontrahierten Schwanzteilchen nicht mehr feststellen. Sekundäre Querfurchen, die die Hauptfurchen

verbinden, sind vor allem auf dem Nacken deutlich. Seitwärts bilden sie nur eine obere Parallele (Textfig. 2b, *PF*) zur Fußsaumrinne und sind hier zu leicht nach unten geschwungenen Bogen geworden. Dazwischen liegt nun die zart polygonale Felderung, die wir in stärkerer, zerrissener Skulptur von Helix kennen. Bei den Vitrinen ist alles feiner, glatter und von mehr Schleim dauernd frisch überrieselt. Beobachtet man ein Tier unter dem Präpariermikroskop, so sieht man den dünnflüssigen Schleim unablässig während des Kriechens über den Körper zur Sohle herabfließen und sich längs der Fußsaumrinne gleichmäßig verteilen. Die Sohle zerfällt bekanntlich in drei Längszonen, ein Kriterium, das auch den Limaciden wie der ganzen Formengruppe, die zur Familie der Vitriniden systematisch vereinigt ist, zukommt. Die drei Felder erscheinen im Leben ungefähr gleich breit. Das mittlere ist bei allen einheimischen Arten ungefärbt, die Seitenfelder sind leicht dunkel getönt. Diese Färbung stammt aber nicht von direkten Pigmenteinlagerungen in der Sohlenhaut, sondern die kräftig geschwärzten Außenränder der Fußleiste erzeugen hier Streifen stärkerer Absorption. An der Schwanzspitze laufen die Außenstreifen ineinander über (Textfig. 11), so daß das Mittelfeld die Spitze nicht erreicht.

Nach Simroth (61) ist nur das Mittelfeld der Sohle motorisch. Wir werden sehen, daß es schwer ist, sich der Ansicht anzuschließen, die die Seitenfelder als ganz nebensächlich für die Lokomotion erklärt, denn bei getöteten Tiere furchen sich die Seitenfelder genau so wie das Mittelfeld; und zwar entsteht diese Segmentierung doch offenbar durch die Kontraktion der Muskeln, die in ziemlich gleichmäßigen Abständen ihre Fixpunkte in der Sohle haben. Ebenso widerstrebt mir die v. Jheringsche Bezeichnung des „Subpallium“ für diese Teile der Sohle, deren Beziehung zum Mantel doch reichlich gekünstelt erscheinen muß.

Über die genetische Entwicklung der Dreiteilung sind mir triftige Gründe nicht bekannt geworden. Dieser Charakter gilt bisher als primitives Merkmal, weil er höher entwickelten Landpulmonaten fehlt. Im Embryo ist er bereits deutlichst angelegt, wobei aber das Mittelfeld noch sehr schmal gegen die seitlichen ist.

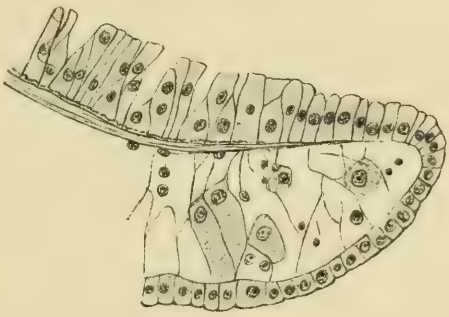
Damit habe ich die wichtigsten Punkte der äußeren, groben Morphologie soweit gestreift, als es die notwendige Beschränkung erlaubt.

Wir kommen jetzt zu den Organsystemen im besonderen.

IV. Das Integument und seine Differenzierungen.

1. Epidermis. 2. Einzellige Drüsen. 3. Nackendrüse. 4. Spirakulumdrüse. 5. Fußdrüse. 6. Schale und Schalenbildung.

Die histologische Abgrenzung des Körpers der Evertebraten nach außen bildet ein einschichtiges Epithel. Es überzieht die gesamte Körperoberfläche und die ektodermalen Einstülpungen wie Mundhöhle und Enddarm. Seine Mächtigkeit schwankt in weiten Grenzen. Bei den Vitrinen und den meisten Gasteropoden überhaupt erreicht es maximale Höhen in den schalenbildenden Leisten der Mantelrinne, den Lippen und der Mundhöhlenfalte, die den Kiefer trägt. Es wird stellenweise zum kubischen, unter der Schale zum Plattenepithel, wo es als feine Haut den Eingeweidesack umhüllt. Auf den meisten anderen Regionen des Körpers ist es ein Zylinderepithel mittlerer Höhe, das sich nur an einigen Stellen des Mantels wieder erhöht resp. erniedrigt; und zwar ist es gedrückt kubisch auf der Unterfläche des Mantels, dagegen zu langen, polwärts untereinander gelösten, hohen Zylinderzellen in den Teilen der Mantelrinne ausgezogen, die dem schalenbildenden Polster gegenüberliegen (Textfig. 11). Die Basalmembran der Epidermiszellen ist gleichfalls recht verschieden ausgebildet. An manchen Stellen, wo Druck ausgeübt wird, wie unter der Kieferleiste oder der Mantelrinne, ist sie kräftig. An anderen Punkten, wie unter der Tastplatte des Fühlerganglions, oder über dem eingerollten Schmelzepithel der Radulascheide scheint sie ganz zu fehlen. Eine äußere Hautbewimperung hat sich nur in zwei Zonen erhalten.

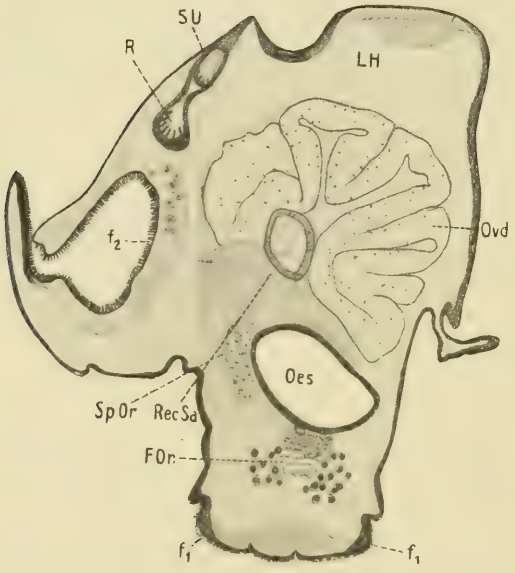


Textfig. 11. Epithel aus der Mantelrinne von Vitrina pellucida.

1. Ist die Sohle außer den teilenden Längsfurchen bis zur Fußsaumrinne bewimpert; deren überhängende Falte ist aber auf ihrer unteren Seite bereits flimmerlos (Textfig. 12, f_1)
2. Trägt der das Spirakulum umschließende Mantelsaum Flimmerzellen, die sich bis an den äußersten Rand des Einschnittes fortsetzen (s. Textfig. 12, f_2).

Im Inneren bereits wären schließlich an dritter Stelle noch die Wimperzellen der Bodenleisten des Fußdrüsenkanals zu nennen.

Alle Zellen tragen eine hyaline, unfärbbare Cuticula, die als direkte Epidermalbedeckung auf den Lippen und in der Mundhöhle ihre größte Dicke erlangt. Ihr entsprechen 1. Periostrakum, 2. Kiefer und 3. Radula; die Entstehung aller drei Differenzierungen ist an eine besondere Zellzone gebunden, wobei wieder 1 und 3, solange jene Bildungszone aktiv ist, nach hinten resp. nach vorn verschoben werden. Bei der Kieferleiste scheint eine dauernde Ergänzung des sich abnutzenden Kiefers in situ stattzufinden.



Textfig. 12. Allgemein orientierender Transversalschnitt auf der Höhe der Lungenhöhle von Vitrina pellucida.

Über die funktionelle Mechanik der Flimmerzellen habe ich keine vollkommene Klarheit gewonnen. Sie tragen gleich den anderen eine ansehnliche Cuticula; aber zugleich sehe ich im Plasma einen Strang vom Kern polwärts laufen, der der Stärke des Flimmerbüschels entspricht. Dadurch wird die Existenz von Poren in der Cuticula, die den Flimmerhaaren den Konnex mit dem lebendigen Plasma gestatten, zum logischen Postulat. Es gelang mir aber nicht, sie mit Ölimmersion und komp. Ok. 8 nachzuweisen. Wohl sieht man an der lebendigen Flimmerzelle, bei Aufsicht, viel helle Basalpunkte auf dunklem Grunde; wohl entsprechen sich jene hellen Punkte und die Anzahl der Wimpern, aber gerade die Bewegung der Zilien beeinträchtigt das Erkennen der Sachlage.

Die Kerne der Epidermiszellen sind Sphäroide von schwach elliptischer Gestalt, die je nach der Orientierung im Schnitt sich der Kugel nähern. Daneben geht aber mit der Streckung der Zelle

bei besonderer Differenzierung auch die Streckung des Kerns vor sich, was die Periostrakumbilder, verglichen mit den anschließenden Zellagen, ebenso die Odontoblasten und das Basalepithel der Radula als Beispiele beweisen. Jeder Zellkern der Epidermiszellen führt einen, nicht stets sichtbaren, aber wohl immer vorhandenen Nukleolus. Bei den embryonalen Zellen fällt er überall als hervorstechendster Bestandteil des Kerns ins Auge. Er bildet das Kapital, von dem während der Lebenszeit der Zelle dauernd gezehrt wird und das wohl partiell erneuert, doch nicht absolut ersetzt werden kann. Denn die Zelle, in der der Nukleolus im Schwinden begriffen ist, ist selbst mehr oder weniger der Auflösung nahe, was sich in verschiedenen Gewebeteilen beweisen läßt. Mit besonderem Chromatinreichtum des Kerns ist auch eine höhere funktionelle Tätigkeit verbunden. So hat z. B. die normale Epithelzelle, die nur als Körperbedeckung fungiert, einen chromatinärmeren Kern als die Zelle der Kieferleiste. Auf die Skulptur der Haut wies ich bereits hin. Sie ist bedingt durch die Schleimbildung der einzelligen Hautdrüsen, die auf dem Körper der Landgasteropoden eine so weite Verbreitung haben.

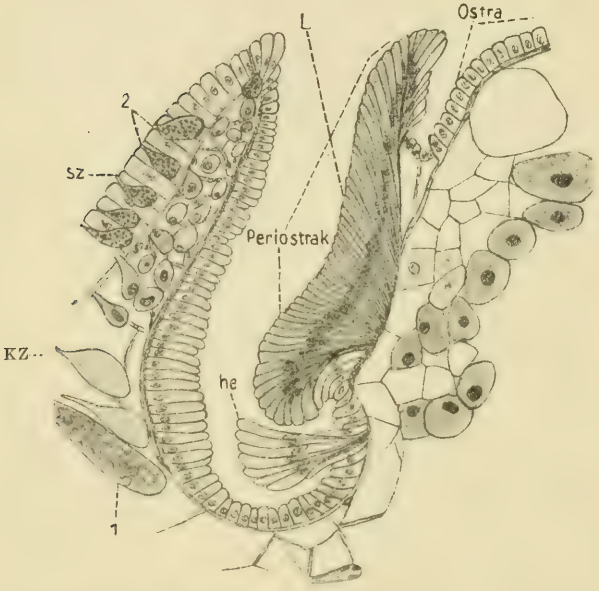
Obwohl diese Drüsenzellen histologisch zum Bindegewebe und nur funktionell zum Integument gehören, seien sie hier erwähnt. Nach Größe wie Zahl hervorstechend sind die oft beschriebenen Schleimzellen. Sie verteilen sich ziemlich gleichmäßig auf die gesamte Oberfläche, fehlen den Augenträgern aber fast vollständig. Ebenso sind die sog. Schleimfurchen drüsenlos, worauf schon Plate (34) hinwies. Und gerade darum stehe ich nicht an, jene Hautrinne für schleimableitende Einrichtungen zu halten, weil durch eigene Sekretion in der Rinne ein Abfluß nur gehemmt würde. Das Vorkommen von Poren neben den intrazellulären Mündungen dieser Drüsen konnte ich nicht feststellen. Ihre Existenz ist ja aber von Nalepa (31) und anderen Autoren sichergestellt. Überhaupt ist es schwer, von der normalen Tätigkeit der Haut ein wahres Bild zu gewinnen, weil durch den ungeheuren Reiz beim Abtöten in der Fixierungsflüssigkeit, auch sicher anormale Sekretion erzeugt wird. Lebendiges Gewebe aber zeigt unter dem Mikroskop nicht viel Detail.

Die Schleimzellen erreichen auf der Ober- und Unterfläche des Mantels die mächtigste Ausbildung. In der Körperwandung selbst sind sie relativ klein, so daß sie das Epithel nach innen nur wenig überragen (Textfig. 13, *sz*). Ferner haben die des Mantels überwiegend eine blasig-schaumige Struktur des Zellinhaltes. Die

kleinen Drüsen der Körperwände und des Fußes aber bilden nur kleinere und weniger Vakuolen und führen stark färbbare, körnige Körperchen, die jenen fehlen.

Danach sind also zwei Arten von Schleimzellen zu unterscheiden (Textfig. 13), die kaum verschiedene Entwicklungsphasen einer Zellform sein dürften. Der Kern liegt bei beiden basal und ist ziemlich klein im Verhältnis zur Zelle. Das Plasma bildet eine wandständige Schicht.

Der ausgeschiedene Schleim ist glashell; weder gelblich, wie bei gewissen Arioniden, noch kreidig-kalkig wie bei Agriolimax. Wohl aber sieht man in dem frisch sich abscheidenden Schleim der lebenden Schnecke eine große Zahl rundlicher, oft spindelförmig zugespitzter Körperchen. Untersucht man ein Zupfpräparat, etwa des Mantels, so findet man jene Körner, die hellgelblich sind und das Licht ziemlich stark brechen, in Trupps von ca. 40—100 Stück in besonderen Zellen zusammenliegen. Sie verschwinden schnell und vollständig nach Zusatz von verdünnter Essigsäure. Man geht also wohl nicht fehl, sie für Kalksalz — $CaCo_3$ — zu halten, dessen Vorkommen ja von anderen Schnecken genügend bekannt ist. — Schon Leydig (23) berichtet von ausgestoßenen Zellkernen und Plasmaresten im normalen Schleime der Schnecken. Das weist auf ein Absterben untauglich gewordener Drüsenzellen hin, was wir ja auch aus den Phasen, die das Schnittpräparat bietet, bereits erschließen können. Die maximale Entwicklung der blasig-schau-



Textfig. 13. Transversalschnitt durch die Mantelrinne — Bildungsleiste für das Periostrakum — von Vitrina pellucida.

migen Struktur scheint nämlich auch das Ende der Tätigkeit zu bedeuten, denn nur selten war es mir möglich, auf diesem Stadium der Riesenzellen noch einen Kern zu entdecken. Es erhebt sich nun die folgende Frage wegen ihres Ersatzes: Bleibt an Stelle des alten, ausgestoßenen Zellkörpers eine lakunäre Masche der Cutis zurück und schließt sich das Epithel darüber wieder zusammen, oder findet eine Einwanderung junger Bindegewebszellen und ihre gleiche Entwicklung an alter Stelle statt? Ich habe Gründe, die Einwanderung zu verneinen und anzunehmen, daß sich die jungen Bindesubstanzzellen in ihrer primären Lage als Ersatz entwickeln und stets ein neuer Durchbruch durchs Epithel als Ausführungsgang erfolgt. Der absolute Beweis ist nicht zu erbringen, weil uns jedes Präparat nur ein jeweiliges Stadium zeigt. Man müßte lebendiges Gewebe längere Zeit beobachten können, ähnlich den Carrel-schen Versuchen. Man kann aber deutlich sehen, wie sich entwickelnde Bindegewebszellen der bekannten großen, ovoiden Form einen halsartigen Fortsatz nach der Epidermis vorschieben, deren Zellreihe jedoch noch nicht durchbrechen.

Die sog. „Eiweißzellen" mit homogenem zusammenhängendem Zellinhalt sind verstreut und weniger häufig (Taf. IV, Fig. 1). Sie liegen dichter im vorderen Teil des Fußes und im Mantel, fehlen dagegen den eigentlichen Körperwandungen fast vollkommen. Sie führen einen großen runden Kern, stattlichen Nukleolus und granuliertes Plasma.

Die dritte Zellart dieses Typus, die Kalkzellen, sind bei den Vitrinen am spärlichsten. Der Kalk ist, wie oben beschrieben, nur im lebensfrischen Präparat in Form von ansehnlichen Körnchen deutlich sichtbar. Er fehlt natürlich im Präparat, das mit Säurezusatz fixiert ist. Hier findet man dann außer den zwei Schleimzellenformen und den Eiweißzellen einen dritten Typus von der Gestalt und demselben plasmatischen Bau wie bei den Eiweißzellen (Textfig. 13, *KZ*). Wir haben offenbar in letzter Zellform die Kalkzellen zu sehen.

Der Inhalt der Schleim- und der Eiweißzellen färbt sich mit Indigokarmin rosa, unterscheidet sich aber scharf durch seine Struktur. Das Plasma der Kalkzelle färbt sich mit Hämalaun blau, ein Sekret fehlt.

Den Kern finde ich basalständig und meist groß und blaß, also relativ chromatinarm.

Die erwachsene V. diaphana aus dem Lauchagrund zeigt für alle drei Zellformen eine auffallende Armut gegen die anderen

Spezies. In den jungen Tieren aller Arten stehen sie naturgemäß mit der schwachen Ausbildung des Bindegewebes überhaupt noch zurück. Im Embryo fehlt bis kurz vor dem Ausschlüpfen die Differenzierung noch ganz. Beim jung ausgekrochenen Tier bilden sich die Eiweißzellen zuerst.

Das zuerst von Beck (4) für die Gattung Buliminus als Nackendrüse beschriebene Drüsenfeld kann ich auch für alle Vitrinen, die ich untersuchte, konstatieren. Desgleichen finde ich es in ähnlicher Ausbildung bei den Limaces und Agriolimaces (Limax tenellus und Agriolimax laevis). Es scheint also viel allgemeiner zu sein, als man bisher weiß.

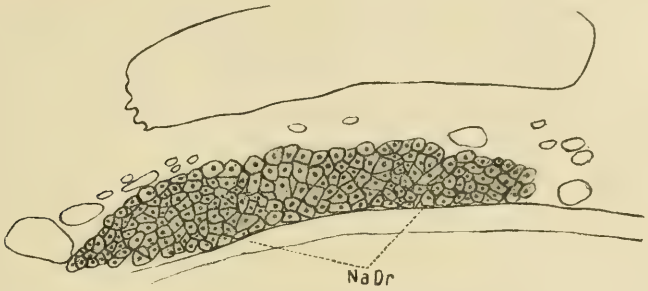
Seine Ausdehnung nach hinten reicht über die Mantelrinne hinaus, in den linken Schalenlappen hinein. Es ist der Komplex mit einem spitzen Winkel zu umgrenzen, der sich nach vorn, vor dem Nackenwulste öffnet. Im Gegensatz zu Becks Beschreibung und Abbildung zeigten sich bei den Vitrinen die weitaus größte Mehrzahl der Drüsenzellen, die dichtgedrängt die ganze obere Breite des Mantels einnehmen, nicht in Aktion, sondern in einem Zustand wie ihn Taf. IV, Fig. 2 darstellt. Nur peripher konnte ich im Drüsenkomplex die Phasenbilder beobachten, die die Zellen als „Eiweißzellen" charakterisieren lassen und die Beck abbildet.

Bei den zwei Gebirgsformen, V. diaphana und V. brevis, ist das ganze Drüsengebiet ziemlich schwach entwickelt. Von ungefähr gleicher Stärke wie bei V. pellucida ist es aber bei V. elongata, die sich hierin also von den Semilimaces entfernt.

Die einzelnen Zellen sind große wohlentwickelte Bindesubstanzzellen, deren Gros als noch funktionslose Reserve die mittleren Mantellappen so dicht erfüllt, daß sich die Zellkörper aneinander polygonal abplatten (Textfig. 14, *NaDr*). Der Kern ist groß und stumpf eirund, meist leicht exzentrisch gelagert und besitzt einen auffallenden Nukleolus. Die Plasmastruktur dieser noch inaktiven Elemente besteht in einem feinen Gerüstwerk, zwischen dem feine Punktsubstanz sichtbar ist. Die sezernierende Zelle aber ähnelt ganz und gar der typischen Eiweißzelle, so daß wir die „Nackendrüse" eben als ein Drüsenfeld von jenen einzelligen Hautdrüsen ansehen können.

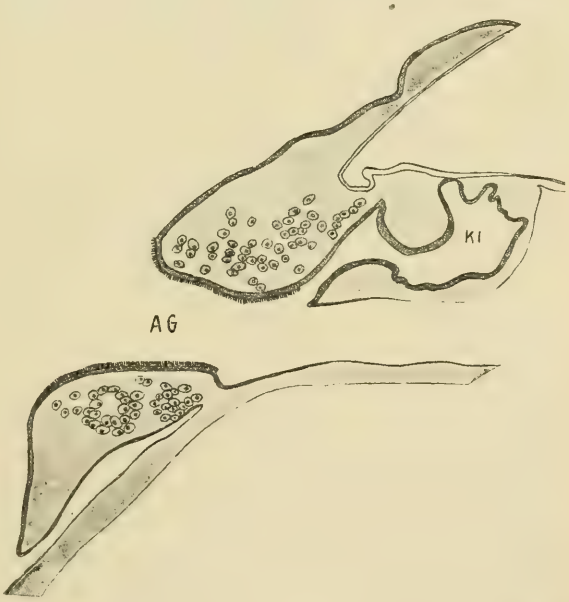
Die Erklärung ihrer Funktion von Beck leuchtet ein; daß sie nämlich eine Gegend größter Reibung und fast dauernder Bewegung geschmeidig zu erhalten haben.

Ein gleich ausgedehnter, ganz ähnlicher Zellkomplex umschließt, bei allen vier Vitrinen- wie den Limax-Arten, die ich unter-



Textfig. 14. Ausdehnung der Nackendrüse bei Vitrina clongata.

suchte, gleich auffällig, das Spirakulum (Textfig. 15). Es wundert mich, daß er für die Helix-Arten nicht angegeben wird. Er dehnt sich einereits im Basalgebiet des rechten Schalenlappens, wie im Hinterende der Kapuze, die die andere Seite desAtemloches bildet, in bedeutender Weite aus, so daß auch der Atemgang nach vorn zu von jenen Zellen flankiert ist. Es sind ganz ähnliche drüsige Bindegewebszellen wie die eben beschriebenen (Taf. IV, Fig. 3). Auch bei ihnen zeigen wieder nur Exemplare die am Rande liegen, intensive sekretorische Tätigkeit und gleichen in diesem Stadium vollkommen den vorigen. Nur liegen sie nicht ganz so eng wie die der Nackendrüse, so daß jede Zelle in ovoider Gestalt erscheint. Ich



Textfig. 15. Drüsenfeld am Spirakulum bei derselben Art.

schreibe diesem zweiten Drüsenfeld die wichtige Aufgabe zu, das Atemloch bei seinen dauernden Kontraktions- und Öffnungsbewegungen feucht zu erhalten.

So bleibt uns noch die Fußdrüse und Schale. Der Fußdrüsenkanal ist vorn fast so breit wie die obere Sohlenlippe, auf der er sich mit einer allseitigen Flimmerbahn öffnet. Seine Breite nimmt nach hinten schnell ab, dabei erhöht sich aber das Lumen.

Der Länge nach durchzieht er den Fuß nicht bis zur Schwanzspitze, sondern hört bereits ein Stück hinter der Schwanzmulde als Kanal, die ganze Drüse noch eher auf zu existieren. Der Durchschnitt des mittleren Ganges hat in der Regel beim Embryo wie erwachsenen Tier ein trapezförmiges Profil, dessen schmale Basis ventral gestellt ist. Weiter hinten verwischen sich die Formen mehr und mehr, so daß der Endteil fast drehrund oder zylindrisch zu nennen ist.

Hervorheben möchte ich nur drei Momente, da die allgemeinen Tatsachen hierüber durch Andrée, Plate, Simroth, Sarasin und andere Autoren ziemlich genau bekannt sind.

1. Das am Boden leistenartig erhobene Flimmerepithel vertieft sich erst allmählich, im Verlaufe des Kanals nach hinten, zu der stets genannten, bei den Vitrinen ziemlich scharf gekerbten Mittelrinne, wobei zugleich die Leisten sich erhöhen und seitlich überwölben. Der vorderste Teil der Wimperzellenlage bedeckt vollkommen eben den Boden des zu einem breiten Querspalt verzogenen Lumens.

2. Im ersten Viertel bis Drittel der Drüsenlänge liegen fast alle Drüsenzellen oberhalb des Kanals (vgl. Plate bei Daudebardia). Ihr Sekret mündet durch das Dach des Drüsenkanals ein (Textfig. 16). Erst allmählich findet die Umlagerung ventralwärts unter den Ausführkanal und zu beiden Seiten des noch tiefer liegenden venösen Pedalsinus statt. Auf diese Tatsache beziehen sich also wohl die Worte Andrées für Clausilien und Buliminen, die Beck nicht für Buliminus zutreffend fand: „Chez les Clausilies et Bulimines, les „masses superieurs“ sont délimitées, compactes et flottant dans la cavité du corps.“ — Ähnlichen drüsigen Zellpaketen werden wir im sekundären Cölom begegnen.

3. Finde ich im gewöhnlichen kubischen Epithel des Daches des Fußdrüsenlumens die von Meisenheimer (26) für Helix pomatra, von Andrée auch für V. pellucida bereits erwähnten Zellen. Sie befinden sich erst im mittleren Teile, sind bedeutend größer als die Epithelzellen, meist dreieckig, leicht bogig zugespitzt und mit

breiter Basis (Taf. IV, Fig. 4a und 4b). In der Zelle sieht man ein bis drei an den Kern gelagerte Vakuolen. Der Zellinhalt ist vollkommen homogen und färbt sich mit Hämatoxylin rot, während die eigentlichen Fußdrüsenzellen sich blau färben.

Die zythologischen Vorgänge bei der Sekretion sind hier wie dort leicht bemerkbar und ja bereits viel untersucht. In Textfig. 16, *Se* ist sichtbar, wie der Kern auf der Seite, wo die Sekretion stattfindet und die ersten dunklen Körner in der vakuolisch verdünnten Plasmamasse auftreten, eine Aushöhlung erleidet, wobei zugleich der Chromatinverlust zunimmt. Andrée gibt in seiner Zeichnung des Fußdrüsenquerschnitts, die in Simroths „Pulmonata" (Taf. IX)

Textfig. 16. Schnitt durch den vordern Teil der Fußdrüse bei Vitrina pellucida.

übergegangen ist, außer den gewöhnlichen Epithelzellen drei Zellarten an, von denen ich zwei korrigieren muß:

1. nennt er runde Zellen unter dem Wulste. Es sind nichts weiter als die jungen Bindegewebszellen, wie sie allerdings im Gewebe, gerade in dem des Fußes dicht verstreut, oft angehäuft, liegen. Sie kommen wohl als späterer Ersatz der Fußdrüsenzellen in Betracht, haben aber mit der jeweiligen Funktion der Drüse nichts zu schaffen;

2. zeichnet er „sanduhrförmige" Zellen mit Lücken für die Hälse der Schleimdrüsen. Er meint damit die Wimperzellen der Bodenleisten. Ich halte das Bild für eine Schrumpfungserscheinung der Zelleiber, die ich selbst hier und an anderen Gewebeteilen, so an der Bildungsleiste in der Mantelrinne erlebt habe. Basis

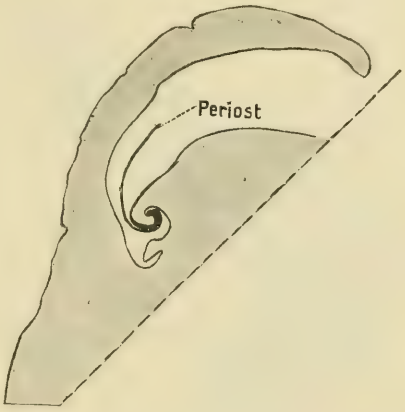
und Pol der Zelle, die etwas festeres Gefüge haben, bleiben ziemlich erhalten, während die Mittelwand in sich zusammensinkt. So kommt die „Sanduhrform" zustande. Die Einmündung der einzelnen Drüsen ins Lumen erfolgt ganz nach der Art, wie die einzelligen Hautdrüsen durchs Epithel nach außen münden. Die dritte Zellart Andrées sind die vakuoligen Epithelzellen. Hier halte ich nur den Ausdruck Simroths — „Epithelzellen" — für verfehlt, da wir sie wohl auch schwerlich anders denn als eingewanderte oder eingeschobene Bindegewebszellen deuten können, da alle derartig drüsigen Elemente des Schneckenkörpers bindegewebiger Natur sind. Eine Schwanzdrüse kommt Vitrina ebensowenig zu wie Limax. Sie ist bekanntlich typisch für Arion.

Die Untersuchung der Schalen konnte ich leider nicht mit wünschenswerter Genauigkeit durchführen, weil die höchstens 80 μ dicke Schale ein Orientieren von Längs- und Querschliffen sehr erschwert. Ich untersuchte so nur die Bruchprofile unter dem Deckglas zerbrochener kleiner Schalenstücke in vollem und abgeblendetem Lichte. Die Schichtenlagerung wie gegenseitige Abgrenzung ließ sich sehr gut erkennen und man vermied bei dieser Methode die Störung durch die erst durch den Schliff erzeugten Streifen und Risse, die auch ein fein polierter Schliff noch im mikroskopischen Bilde erzeugen muß. Das Profil bei V. pellucida wie bei V. elongata zeigte deutlich zwei Schichten, ungerechnet des Periostrakum. Beide Schichten schneiden sich unter stumpfem Winkel. Auf die Schalenhaut folgt als erste das nach der Stärke beträchtlichste Ostrakum, das aus senkrecht gestellten, faserigen Kristallsäulen, den Stalaktiten, aufgebaut ist. Die Struktur erinnert sehr an die Konchyolinsäulchen des Kiefers. Das darunter ruhende Hypoostrakum, das also höchstens halb so dick ist, ist schräg gelagert und streicht nach unten in eine fein gekörnelte Oberfläche aus, die bei etwas älteren Schalen schwachen, milchigen Perlmutterglanz zeigen kann. Die Interferenzfarben sind wahrscheinlich nur durch die Zartheit dieser Schicht verursacht, da sie allen anderen Landschnecken (Pulmonaten) fehlen sollen.

Bei V. diaphana-Lauchagrund ist die Schale so dünn, daß es unmöglich war, sie intakt vom Tiere herunterzudrehen. Sie zeigte auch bei den frisch gefangenen Tieren hier und da Einbeulungen, ohne daß diese einen sichtbaren Bruch der inneren Kalkschicht hervorgerufen hätten.

Für den Schalenbildungsprozeß sind besonders differenzierte Zellen zu finden. Die Bildner des Periostrakums (Fig. 17) sitzen ganz im Grunde der Mantelrinne auf einer Leiste von dreieckigem Profil (Textfig. 17, *S*). Die Schalenhaut ist auf den letzten Zellen dieses Dreiecks, die nach unten liegen und leicht nach innen eingerollt sind, befestigt, d. h. hier liegt der erste Anfang des Bildungsherdes, der von den hohen, chromatinreichen Zellen des Dreiecks dargestellt wird.

Die Zone für die Abscheidung der Konchyolinhaut, deren Bildung sich an einen bestimmten Streifen bindet, ist also sichergestellt und durch die Zeichnungen (Textfig. 17) klargemacht. Dadurch wird auch die Behauptung Jacobis, die ich Simroth entnehme, daß nämlich nach dem Ausschlüpfen die Mantelrinne nichts mehr mit der Schalenbildung zu tun habe, glatt widerlegt. Denn wie ist ein Verwachsensein des Schalenrandes mit dem fraglichen Teile und zugleich ein Wachsen des Körpers in der Schale anders möglich? Wenig sicher scheint mir nach dem Befunde bei den Vitrinen auch Simroths Auffassung, die das Hereinziehen des Schalensaumes in die Rinne als sekundäre Erwerbung des Embryos erklärt.

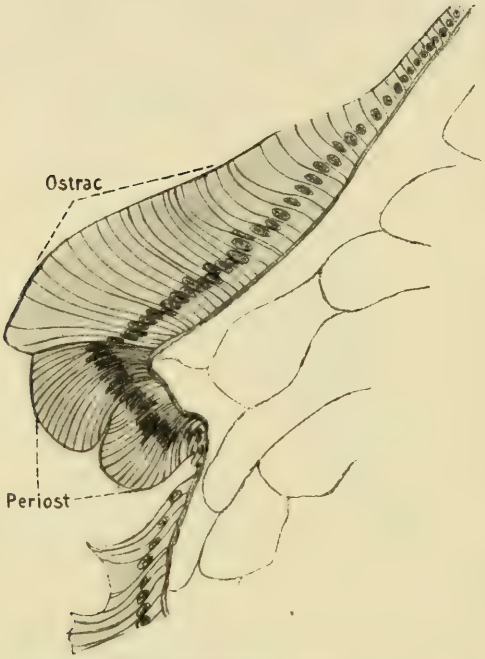


Textfig. 17. Transversalschnitt durch die Mandelrinne von Vitrina diaphana, um die Befestigung des Periostrakums auf seiner Bildungsleiste zu zeigen.

Es fragt sich nun, wo entstehen die Kalkschichten? Aus der Sachlage bei den Vitrinen möchte ich vermuten, daß Beck sich im Irrtum befindet, wenn er besonders das Ostrakum Schicht 1 als Bildung der Mantelrinne erklärt, trotzdem Anwachsstreifen usw. eindringlich auf einen festen Entstehungsgürtel weisen. Bei den Vitrinen reicht nämlich der Kalk gar nicht an die Bildungsleiste in der Mantelrinne heran! Und wie wäre eine zusammenhängende Abscheidung möglich, wenn der jeweilige Zustand einen breiten Hautsaum als Lücke dazwischen deutlich zeigt? Bei V. pellucida ist dieser Hautsaum noch am schmalsten, so daß am Ende die Zellen, die dicht hinter der Leiste liegen (Textfig. 13, *Ostra*) als

kalkabscheidend in Frage kommen könnten. Auf dem Sagittalschnitt (Textfig. 20) tritt es noch deutlicher hervor, daß wir es hier mit zwei Zellformen zu tun haben. Ob aber die hintere Zone blasser Zellen Kalk abscheiden kann, vermag ich nicht zu beweisen (Textfig. 18).

Bei den anderen drei Formen ist das ausgeschlossen, weil hier das Bildungspolster, das sich ja wesentlich gegen das übrige Epithel abhebt, nach unten in der Rinne verlagert ist (Textfig. 17).



Textfig. 18. Sagittalschnitt durch das schalenbildende Zellpolster von Vitrina pellucida.

Die schmiegsame Konchyolinhaut vermag nun freilich sehr wohl um die Kante der Leiste herumzugleiten und sich oben wieder gerade zu strecken. Für eine Kalkschicht wäre das schlechterdings ausgeschlossen. Ich weiß also nicht, wo das kalkerzeugende Epithel zu suchen ist, wenn nicht auf einer breiteren Zone der Körperhaut unter der Schale überhaupt! Dafür spricht auch Simroths Ansicht, der das Vermögen der Kalkabscheidung fast allen Teilen der Schneckenhaut zuschreibt. Und dafür sprechen ferner, was mir zwingender erscheint, alle regenerierten Stellen der Schneckenschalen, die hinter der Mantelrinne gelegen, stets mit Kalk regenerieren, nie eine Konchylinhaut zu bilden vermögen, als wäre dem Epithel des Intestinalsackes die Fähigkeit der Kutikularabscheidung in langer Entwicklungsreihe schon lange verloren gegangen. Hieraus ist der wichtige Schluß zu ziehen, daß die Konchyolinhülle phyletisch älter ist und überhaupt das primäre, die Kalkverstärkung eine viel spätere Erwerbung, speziell bei unseren Landschnecken.

Die Verschiedenheit der Schichtenlagerung von Ostrakum und Hypoostrakum vermag ich also für die Gebirgsvitrinen nicht zu erklären. Für V. pellucida muß es nach dem Bilde Textfig. 18 I so scheinen, daß bei Leiste I das Periostrakum, bei II das Ostrakum und Hypoostrakum gebildet wird und zwar gerät das Hypoostrakum in die schräge Lage, weil es zeitlich erst nach dem Ostrakum von derselben Zone abgeschieden wird, so daß durch das bei Vitrina dauernd fortschreitende Wachstum eine leichte Verschiebung, und zwar schräg nach hinten für diese letzte Schicht eintreten muß.

Schalenverletzungen wie demzufolge Regenerationen scheinen bei den Vitrinen selten zu sein. Größeren Feinden fällt ja stets das ganze Tier zum Opfer. Myriapoden fressen einfach das Tier aus der Schale heraus. Mir ist darum kein Fall bei allen gesammelten Tieren bemerkbar, noch durch die Literatur bekannt geworden.

Die Frage, ob ein Epiphragma gebildet wird, wäre nur für V. pellucida zu stellen, weil für die anderen die Schale als Gehäuse nicht mehr in Betracht kommt. Aber auch bei V. pellucida habe ich nur den gläsernen Schleimring beobachtet, mit dem sich die Tiere gegen Austrocknungsgefahr an die Wände des Terrariums heften. Ihr Wohnort wie das Wegfallen einer Winterruhe macht solche Einrichtung weiterhin überflüssig. Sie wird nämlich, meines Erinnerns, von Rossmässler (43) — oder von Clessin — behauptet. Es wäre also höchstens an eine Sommerruhe in der heißeren und trockeneren Zeit zu denken. Aber dem widerspricht wieder der Wohnort, der auch im Sommer, wenigstens in geringer Tiefe schon, genug Feuchtigkeit bietet und zweitens die Tatsache, daß man ein wirklich verkapseltes Tier in der Natur noch nicht gefunden hat.

Gegen Kälte sind sie nicht zäher als andere ungeschützte Landschnecken. Bei 7° C Nachttemperatur erfror mir der Teil der Tiere, die alle in einem Kasten mit feuchtem Laub gesessen hatten, soweit der Frost gedrungen war. Die übrigen, die tiefer saßen, waren verschont geblieben.

V. Muskulatur und Bindegewebe.

A. Muskulatur.

Von der Muskulatur werde ich hier im wesentlichen nur das Retraktorensystem des Kolumellarmuskels besprechen, vom Binde-

gewebe ebenso hauptsächlich sein Vorkommen und seine verschiedenen Funktionen, weniger den feineren histologischen Aufbau.

Das Retraktorensystem ist zum Teil bezüglich seiner Geschlossenheit rückgebildeter als bei typischen Gehäuseschnecken. Es gibt nun aber nicht die laufenden Übergänge von Helicolimax — also V. pellucida — zu den Semilimaces, die man erwarten sollte, sondern das Kolumellarsystem von V. elongata ist geschlossener als das von V. pellucida (Textfig. 19 u. vgl. Textfig. 10). Nur bei jener vereinigt sich das Retraktorenbündel zu einem schmalen, spitz auslaufenden Bande, das durch Bindegewebe leicht mit der Körperhaut wie mit der Schalenspindel verwächst, so daß es aus diesem Grunde nicht gelingt, die Schale vom toten Tiere abzudrehen, was bei der typischen V. diaphana wie bei V. pellucida relativ leicht möglich ist. Nach Wiegmann verhält es sich bei V. brevis genau so wie bei V. elongata. Der Fußretraktor ist dagegen nur bei der V. diaphana aus dem Lauchagrund noch fest mit dem Bündel verwachsen.

Textfig. 19. Kolumellarmuskel von Vitrina elongata mit dem symmetrischen Pharynxretraktorennerv vom Zerebrale und einem Nervenzweig vom ersten rechten Parietalnerven.

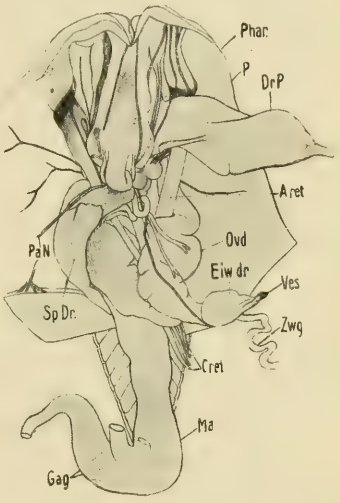
Auf zweiter Stufe steht V. pellucida hiernach. Bei den Semilimaces (V. elongata, V. diaphana Drap.) ist er von vornherein eine strahlig breit in den Fuß dringende Muskellage, deren Elemente sich nicht mehr zu einem geschlossenen Bande vereinigen. Der weitere Verlauf und die Anordnung der Fasern im Fuß scheint mit der, die Simroth für die Nacktschnecken an Limax cineroniger beschreibt, so ähnlich zu sein, daß ich auf weiteres hierüber verzichte. Nur eins ist zu erwähnen. Die segmentale Ordnung des motorischen Systems in der Längsachse der Sohle, die durch Biedermann verständlich wurde, als er regelmäßig angeordnete Ganglienknoten mit der Bewegung in Beziehung setzte, zeigt sich besonders gut an Tieren, die mit Zyankali getötet wurden. Es ist dann die ganze Sohle durch Querfurchen aufgeteilt. Die Gliederung und Zahl der Bündel des Retraktorensystems für den Kopf entspricht im Prinzip dem allgemeinen Schema bei den Landpulmonaten. Es sind 2 + 2 Fühler-

retraktoren und 1 + 1 Pharynxretraktoren. Das Doppelband der letzteren vereinigt sich auf halber Länge. Abweichungen gibt es hinsichtlich der Verschmelzung und der Lage zu den anderen Organen.

1. Die einzelnen Stränge, also drei, sind bis zum Ende unverbunden oder nur ganz locker durch Bindegewebe vereinigt bei V. pellucida und V. diaphana, so daß Fühler- wie Pharynxretraktoren als spitz ausgefaserte Bänder am Ende nebeneinander liegen (Textfig. 20, *C.ret*). Bei V. pellucida fand ich noch zwei ganz feine Muskelbänder, die vom Retraktor des großen Fühlers jederseits abzweigend sich im Bindegewebe des Nervenringes inserierten. Sie sind bei ihrer Feinheit leicht zu übersehen und scheinen nicht konstant aufzutreten. Ihre Funktion als Retraktoren des Nervenringes wäre absolut verständlich.

2. Bei V. elongata und V. brevis laufen alle drei Stränge in ein Band zusammen; und zwar vereinigt sich zuerst der linke Fühlerretraktor mit dem des Pharynx, erst weiter hinten auch der rechte (Textfig. 19).

3. Bei allen Vitrinen, die ich untersuchte, liegt der rechte Fühlerretraktor zwischen den Genitalien und nicht frei daneben. Wiegmann gibt für V. pellucida und V. elongata nämlich die letzte Lage an und beansprucht die erstere nur für seine V. diaphana affinis Lauchagrund und V. diaphana von Wernigerode-Harz, die typische Form.



Textfig. 20. Anatomisches Übersichtsbild von Vitrina diaphana. 23mal vergr.

Diesen Widerspruch kann ich nur aus der größeren Unvollkommenheit der älteren Präparierinstrumente erklären.

Die Sache liegt so:

Seziert man unerwachsene Tiere von V. pellucida, so findet man den rechten Fühlerretraktor zwischen Vagina und Rezeptakulum, und zwar in so inniger Bindung, daß sich der Blasenstiel um den Muskelstrang spiralig herumlegt, und die Rezeptakulumwandung selbst sich in tiefer Kurve in ihn einschmiegt. Darüber wie darunter liegt die Masse des aufgetriebenen Eileiters,

in die erst wieder der noch nicht funktionstüchtige Penis sich bettet. Beim geschlechtsreifen Tier löst sich diese enge Verbindung teilweise, doch nicht in dem Maße, wie WIEGMANN angibt. Man muß ihn stets durchschneiden, um den Genitaltrakt nach rechts hinüberschlagen zu können.

Diese letztangegebene Lage gilt auch für V. elongata. Für V. diaphana ist sie von WIEGMANN selbst beschrieben (Textfig. 20, *Aret*).

Bei der Kleinheit der Tiere sind eben einmal durch die oft krampfhafte Verlagerung einzelner Organe beim Abtöten, andererseits durch wiederholte Kopulation Momente gegeben, die zu Irrtümern führen können.

Als Abkömmling des Hautmuskelschlauches ist die Muskulatur des Nackenwulstes zu betrachten, von wo aus der Mantel mit Fasern bedient wird. Die Muskelstränge ziehen, sich im Nackenwulst unter spitzen Winkeln kreuzend, nach vorn auf den Hals, die Mantelkapuze und die übrigen Mantelteile. Auffällig ist eine besondere Anordnung im rechten Schalenlappen. Hier sieht man ein regelmäßiges Gitterwerk auf einander senkrechter Fasern, die sich allem Anscheine nach unter sich so verschieben können, daß ihr Kreuzungswinkel verändert wird. So wird die dauernde Gestaltsveränderung dieses originellen Mantelteiles leichter begreifbar.

Alle Muskeln bestehen aus glatten elastischen Schläuchen, an die sich außen gestreckte, längliche Kerne anlegen, deren plasmatische Zone sich teilweise in das Innere der kontraktil-fibrillären Schläuche verlagert. In zwei Fällen, einmal bei V. elongata im Pharynxretraktor, das zweite Mal bei V. brevis in Fühler- wie Pharynxretraktoren wurde eine scheinbar temporäre Querstreifung der Muskelzellen beobachtet.

Nach der Sachlage bei V. elongata blieb das ganze Phänomen unsicher, denn nur in der Zone, wo der Muskel leicht schräg geschnitten war, sah man die verdunkelten, leicht verdickten Querringe respektive -bänder. An anderer Stelle desselben Muskels, wo die Schnittrichtung parallel zum Muskel lief, war nichts besonderes mehr zu sehen. Bei V. brevis war die Erscheinung deutlicher und entsprach etwa dem Bilde, das bereits C. BECK (4) auf Taf. VIII von Buliminus gegeben hat. Die Erscheinung ist deshalb als vorübergehend und nicht etwa konstant wie bei Cephalo-

poden, Insekten und Vertebraten aufzufassen, weil sie in allen anderen Serien, die nach derselben Methode hergestellt waren, fehlte.

B. Bindegewebe. Speziell die Pigmentierung.

Das Bindegewebe erreicht beim erwachsenen Tier die gleiche Ausdehnung und Differenzierung, die für Helix und andere Schnecken von Brock (7) und anderen eingehend beschrieben worden ist. Ich vermag es im Rahmen dieser Arbeit nur zu streifen und habe auch histologisch nichts Neues zu melden.

Es findet sich in allen Organsystemen in verschiedenster Form. Die Umwandlung zu den einzelligen Hautdrüsen, nicht Epithelzellen, der Hautoberfläche, zu Pigmentzellen von rundlicher Form und innerer Lage wie anastomosierend-verästelter Gestalt und vorzüglich subepithelialer Lage wurde schon erwähnt.

Ebenso finden sich, besonders im sekundären Cölom Leukozyten, doch meist als runde Scheiben und nicht in der Vielgestaltigkeit, die M. Krahelska (18) beschreibt.

Am allgemeinsten fast und überall verteilt, im Fuße besonders angehäuft, sind die sog. Leydigschen Zellen, von den Cuénot drei Arten unterscheidet:

1. Glykogenspeicherer in der Leberumgebung. Ich fand sie auch auf dem Mitteldarm.
2. Kleinere. Vakuoliges Plasma mit kleinen, blaßgelblichen Granulis.
3. Kleinere, mit Kalkkonkretionen.

Ich möchte auch hier die augenscheinlich indifferenten, jungen Zellen genannt wissen, von denen man nie mit Sicherheit sagen kann, welcher Funktion sie dienen werden.

Der Verbreitung des Pigmentes habe ich besonders einige Beachtung gewidmet.

Wie ich oben schon andeutete, sind die subepithelialen Pigmentzellen feinverzweigte Zellkörper, die meist mit einfacher Wurzel im Bindegewebe der „Cutis“ liegen und ihre oberen Äste dann nach verschiedenen Seiten flach unter der Epidermis ausbreiten. Im Innern des Körpers, wo das Pigment Nervenbahnen und Gefäße einhüllt und begleitet, sind es dagegen runde Zellen mit diffus im Zellinnern abgelagertem Farbstoffe und relativ kleinem Kerne.

Die Pigmentierung der äußeren Haut hatten wir für die einzelnen Arten bereits kennen gelernt. Wir sahen zusammengefaßt folgendes:

1. V. pellucida — Flachlandtier — zeigt Auflösung der Färbung zu Flecken und Punkten.
2. V. pellucida — aus den höheren Lagen des Grenzgebietes — ist auffallend dunkler als der Vertreter aus der Tiefebene.
3. V. pellucida — Spirakulum und laterale Fußsäume ausgesprochen geschwärzt.
4. Die drei Gebirgsformen V. diaphana, V. brevis und V. elongata haben geschlossene, dunkelschwarzblaue Färbung, die auf der Mantelkapuze am intensivsten ist, sich nach der Sohle zu aufhellt. Gleichfalls heller sind die Unterflächen der Mantelteile. Die Aufhellung kann auf der ganzen Hautoberfläche, über die fleckige Form (Simroth) bis zum Albinismus gehen.

Dazu kommt nun die Pigmentierung im Innern, die Berücksichtigung verlangt.

V. pellucida zunächst, ist auch im Körper relativ pigmentarm. Nennenswerte Dunkelfärbung sehen wir nur in dem exponierten Lungengewebe; einen nur zarten Schleier dunkeln Pigmentes um die Zerebralganglien, eine kräftigere, braune Pigmenthülle um die oberen Teile der Fühlermuskeln und der in den Schläuchen liegenden Nerven und distalen Ganglien.

Ganz anders bei den Gebirgsvitrinen.

Eine Schwärzung des Lungengewebes ist wenig sichtbar resp. kaum vorhanden, weil der eigentlich respiratorische Teil der Lunge in die Seiten des Atemraumes verlagert ist.

Öffnet man aber die vordere Leibeshöhle, so fällt einem die überaus kräftige Schwärzung gewisser Teile auf. Es sind das in erster Linie die Muskelscheiden der Fühlerretraktoren. Jedoch erstreckt sich, wohlgemerkt, die Pigmentierung nicht auf den ganzen Muskel, sondern hört nach hinten bald nach dem Eintritt der Nerven — Fühlernerv I + opticus — auf; und zwar entweder allmählich bei V. elongata, V. brevis und der typischen V. diaphana, oder scharf abgesetzt bei der Vitrine aus dem Lauchagrund. In zweiter Linie sind die Kopfnerven, die vom Cerebrale ausgehen, die Cerebralganglien selbst und die arteriellen Gefäße, die im Kopf und vor allem zum 1. Fühlerpaar laufen, pigmentiert. Diese

intensive Innenfärbung genannter Teile fand Simroth auch bei einem albinotischen Exemplar, der Varietät V. albina von V. diaphana vom Rottmoorferner (Obergurgl) 8200 Fuß hoch.

Wenn sie hier also äußerlich fehlt, innen aber in gleicher Stärke wie bei den anderen erhalten ist, so möchte man daraus schließen, daß die innere Pigmentierung für das Tier wichtiger ist als die äußeren.

Nun die negative Seite des Tatsachenbestandes.

Bei all den stark pigmentierten Tierarten vermißt man ebenso wie bei V. pellucida das Pigment auf den Visceral- und Pedalganglien wie deren peripheren Nerven. Ebenso fehlt es den starken arteriellen Gefäßen des Intestinalsackes, wie der Leberarterie.

Die Deutung als Schutzfärbung haben wir bereits ausgeschaltet. Das Problem muß also scheinbar rein von der physiologischen Seite gefaßt werden. Es ist aber auch kaum angängig, die beschriebene, verschieden verteilte Pigmentierung, etwas bloß als eine sekundäre Bildung oder Reaktion auf das Licht oder die Feuchtigkeit aufzufassen. Dazu ist

1. die Verteilung zu differenziert,
2. steht sich Gebirgstier und Flachlandtier so gegenüber, daß das erstere weniger Licht erhält und mehr Pigment aufweist, letzteres sich gerade umgekehrt verhält.

Simroth, der, wie gesagt, sich viel zu der Frage geäußert hat, hat dies auch sehr wohl gewußt, trifft aber dennoch bei der Erklärung, nach meiner Meinung wohl das Verkehrte. So sagt er zunächst wörtlich bezüglich der Retraktorenfärbung auf p. 353 seines Bandes über die Pulmonaten: „.... es gibt keine Blässe. So nahe es liegt, die Dunkelung der Fühler und ihrer Rückziehmuskeln als der exponiertesten und durchleuchtetsten Körperteile dem Licht zuzuschreiben, ... so sehr verliert der Gedanke an Halt .... denn die Zeichnung ist dieselbe, mag die Schnecke in der Sonne leben, mag sie, wie Daudebardien, Vitrinen, Hyalinen das Licht scheuen." Eine Vermischung von Richtigem und Falschem findet sich auf p. 158 des gleichen Bandes. Er erklärt dort die Schwärzung der Tentakelretraktoren durch den Blutdruck. Ebenso die Dunkelung des Kopfes und der Hautstreifen, wo die Retraktoren laufen. Hier wäre sofort zu fragen, warum die Pharynxretraktoren und deren Gleitbahn nicht geschwärzt sind.

Zunächst muß man, eines Erachtens beim Suchen der Gründe, schärfer sondern.

Blutdruck respektive besondere physiologische Funktionen zur Pigmentablagerung sind nur die Reaktionen des Organismus auf äußere Einflüsse irgendwelcher Art, nicht die primäre Anregung, die bestimmende Ursache des Vorganges selbst, die stets von außen kommt. Das ist aber hier verwechselt. Simroth kommt dann auf der gleichen Seite zu dem Resultat, daß von außen Licht und Wärme schlechthin das bestimmende seien und führt ein ähnliches Beispiel wie ich an, daß nämlich Arion und Limax maximus im Gebirge dunkler sind. Leydig wollte die Feuchtigkeit für Pigmentreichtum haftbar machen, was Simroth an dieser Stelle widerlegt. In der Naturgeschichte der Nacktschnecken hatte Simroth bereits einen ganz ähnlichen Standpunkt vertreten. Die definitive Erklärung war, daß die stärkere Pigmentierung der vorderen Teile eine Koinzidenz mit dem Blutdruck sei. Es liegt derselbe Fehler zugrunde, den ich eben besprach.

Ich habe zu der Frage folgendes zu sagen: der absolute Beweis ist nur durch das physiologische Experiment, nach verschiedenen Seiten unternommen, zu erbringen.

Die äußeren Ursachen für die Pigmentierung scheinen mir nicht einheitlich zu sein.

Das Pigment im Lungengewebe und in den Wänden der vorderen Gefäße halte ich in erster Linie für eine Einrichtung gegen die Wirkung der Lichtstrahlen; denn eine Stütze für diese Ansicht finden wir bei Helix. Helix fruticum hat eine dünne, durchscheinende Schale und stark pigmentiertes Lungendach. Helix nemoralis z. B., selbst die Formen mit stark gefärbtem Gehäuse, haben wenig Pigment in der Lunge bei bedeutend stärkerer Schale. Für Wärmestrahlen sind die Kalkschalen beider Arten gleichmäßig gute Leiter, doch nicht für das Licht.

Eine zweite Stütze liegt darin, daß die Leberarterie, die stets auf der dem Licht abgekehrten Seite sich findet, pigmentfrei ist. Sie widerlegt auch zugleich die Annahme, daß es der Blutdruck schlechthin sei, der Pigmentablagerung begünstige.

Für die Färbung der Haut und der nervösen Elemente kann ich mir dagegen nur das Wärmebedürfnis als Agens denken. Und zwar kommt es dem Organismus hier nicht darauf an, fernzuhalten, wie vorhin das Licht, sondern aufzusaugen was an Wärmestrahlen erreichbar ist.

Es muß dabei auffallen, daß die stärker innervierten Teile, wie die Zone um das Spirakulum und die Fußsäume am intensivsten

pigmentiert sind, andererseits die Pigmentierung sich im Innern findet, auch wenn sie der Hautoberfläche fehlt, wie der angeführte Fall der alpinen V. diaphana var. albina beweist.

Der Wahrscheinlichkeitsbeweis für meine Auffassung finde ich in folgenden Punkten:

1. Alle Vitrinen sind im Durchschnitt viel dunkler, besonders am inneren Pigment der Organe als die Mehrzahl unserer Schnecken, die ein Sommerleben führen. Sie leben in einer wärmearmeren Zeit und haben aus diesem Grunde spezielle Einrichtungen nötig, um alle günstigen Momente auszunutzen. Hätten wir es nur mit Erscheinungen analog denjenigen, die an unseren Vanessen beobachtet worden sind, zu tun, so könnten die Differenzierungen der Pigmentierung der Vitrinen nicht recht erklärt werden.
2. Die Tiere auf dem Gebirge, das durchschnittlich kühler ist, aber keineswegs lichtärmer, sind bei der gleichen Art dunkler als die der Ebene.
3. Den Nerven der Visceralia und Pedalia geht die Pigmentierung ab.

Das scheint mir das Wesentlichste.

Speziellere Ausbildungen des Bindegewebes erwähne ich bei der Besprechung der Organsysteme, zu denen sie gehören.

Das bezieht sich auch auf die bindegewebigen Teile des Semperschen Organs wie der anderen Fühlerganglien.

Im Bindegewebe abgelagerter Kalk fand sich in ziemlichen Mengen als Kristalle in der Eingeweidewanne, d. h. da, wo sich der Intestinalsack innen in den Fuß eindrückt. In den arteriellen Gefäßen fand ich ihn nur bei unerwachsenen Tieren von V. pellucida.

VI. Das „SEMPERsche Organ".

Bei der Durchsicht der Literatur fielen mir die teilweise so abweichenden Beschreibungen dieses problematischen Organs auf, so daß ich alle mir zugängliche, hierher bezügliche Literatur prüfte.

Das folgende Kapitel soll dazu dienen, alle Unstimmigkeiten und Verwechslungen über die anatomische wie physiologische Natur dieses Gebildes, die sich bis in die neueste Literatur hineingeschleppt haben, endgültig zu beseitigen.

Es scheint mir immer unpraktisch, wenn man ein Organ mit einem Autornamen belegt, der nichts über die Natur und Funktion des betreffenden Teiles aussagt.

Dadurch ist nur zu leicht die erste Handhabe für Mißverständnisse gegeben.

Orientieren wir uns zuerst bei Semper (50) selbst an der Stelle, wo er zum ersten Male über jenen Teil spricht. Auf p. 396 seiner Arbeit (50) heißt es da: „In der Nähe des Mundes, den Schlundkopf halbkreisförmig umgebend, größtenteils frei in der Leibeshöhle, liegt ein aus mehreren Lappen gebildetes, symmetrisches Organ, welches aus einer großen Zahl eigentümlicher Zellen gebildet und von zahlreichen, aus dem oberen Gehirnganglion stammenden Nerven durchzogen wird. Diesem inneren Teile entspricht eine äußere, unter der Mundöffnung liegende Grube, welche von unten durch den vorspringenden Fuß und von beiden Seiten durch zwei ziemlich große Papillen begrenzt wird.

Semper verzichtet darauf, über die vermutliche Funktion dieser Teile irgendetwas zu sagen. Er betont am Schluß nochmals den auffallenden Nervenreichtum und setzt aber, wohlgemerkt, das fragliche Organ in keinerlei Beziehung zur Mundhöhle. Sein Resultat ist:

Nervenreiches Organ mit dem stärksten Kopfnerven. Gibt bei den Heliceen Ast an den kleinen Fühler. Zwei größte Läppchen von außen sichtbar. Funktion unbekannt.

Gefunden bei Limax.

19 Jahre später beschreibt Leydig (23), doch vollkommen unabhängig von Semper, den Bau des Mundlappens von Limax.

Zwei Hautzipfel mit Drüse. Starker Nerv. Ast des zweiten Fühlernerven. Ganglion. Kleinere, kugelige Ganglienzellen. — Leydig hält die Mundlappen für das dritte Fühlerpaar.

In Simroths Beschreibung der Sinneswerkzeuge der einheimischen Mollusken (54) aus demselben Jahre, sind Leydigs Mundlappen als Lippen bezeichnet. Großer Reichtum an Nerven und Sinneszellen. Geschmacksorgan. Nach Sochaczewer (66) 1881 ist der Bau der Lappen nicht nervöser, sondern nur drüsiger Natur.

Am nächsten der Wahrheit kommt Sarasin in seiner Arbeit (44) von 1883.

Er nimmt an, daß die betreffenden Teile bei Sempers Untersuchung durch Kontraktion ins Innere der Mundhöhle verlagert waren, denn nur so vermag er sich die ziemlich unverständliche

Zeichnung Sempers zu erklären. Er stellt fest, daß Semper kein Ganglion sah, Leydig die Beschreibung der Mundlappen aber nicht zum „Semperschen Organ" in Beziehung setzte; Simroth ebensowenig wie Semper ein Ganglion gesehen zu haben scheint.

Sarasin gibt nun auf Taf. VIII der Arbeit (44) zunächst ein instruktives Bild der Nervenabzweigung, des Ganglions am basalen Teil des „Hufeisens", der „Stollen" Simroths und der sekundären Läppchen, die den Pharynx innerhalb der Körperhaut in Kranzform umstellen. Er zeichnet sie als Abkömmlinge des Nerven, der auch das Ganglion bildet.

In Fig. 9 derselben Tafel bringt er dann ein Durchschnittsbild durch den basalen, größten Lappen.

Starke Cuticula, hohes Epithel, große Masse Nervenzellen, Ganglienzellnester in „Röhren sich öffnend".

Im Prinzip ist es aber der Bau, den wir durch Flemming (12) vom Ganglion der großen Fühler kennen.

Resultat nach Sarasin:

1. Es ist ein Mundlappenganglion.
2. Die peripheren Ganglienknötchen sind Abkömmlinge davon.
3. Mundlappennerv vom unteren Tentakel.
4. Läppchenkranz bei Basomatophoren nicht vorhanden. Ganglion des Mundlappens viel schwächer.

Über die drüsige Natur sagt er nichts. Um so erstaunlicher ist es nun, wenn wir 1885 bei Simroth (55) nach seiner eigenen Bemerkung von 1881 und der Sarasinschen Arbeit von 1883 das „Sempersche Organ" von Limax max. folgendermaßen beschrieben finden: „Jene Drüsenballen, welche von Semper zuerst gesehen wurden und sich im vorderen Pharynxumfang nach außen öffnen, sind wohl entwickelt. Jederseits unten ein großer, stumpfviereckiger Ballen, hinter welchem der Lippenast des unteren Fühlernerven in den Mundlappen eintritt. Jederseits darüber ein ebenso langer, aber schmälerer Drüsenballen und nach oben, um den Pharynxansatz herum, noch drei bis fünf kleinere Läppchen. Das ganze also ein aus Drüsenlappen gebildetes, unten offenes Hufeisen, das die größten Lappen, die Stollen bildend, nach unten zu hat. Dabei erhält der größte Ballen ein Muskelbündel vom Retraktor des kleinen Fühlers, einem Ast des Ommatophorenretraktors. Bei Limax variegatus heißt es hierzu: die beiden untersten Lappen zu einem einzigen, breiteren Ballen verschmolzen. — Untersucht man solchen Lappen näher, so ergibt sich ein einfacher,

drüsiger Bau ohne jede Beziehung zu Nerven oder Muskeln, außer dem kleinen Retraktor."

Wir sehen schon hier, wie der nervöse Teil des fraglichen Organs, den die anderen Autoren — Semper, Leydig, Sarasin — als Hauptsache fassen, von Simroth gar nicht als dazugehörig aufgefaßt wird.

Das wird am deutlichsten in seinem Pulmonatenbande 1912, wo er auf p. 9 sagt: „Ein Kranz von Hautdrüsen, um die Mundöffnung, das „Sempersche Organ", wird wohl den Speicheldrüsen zugerechnet." Auf p. 207 desselben Bandes, wo die Sinneswerkzeuge besprochen werden, beschreibt er dann genau das, was Sarasin als „Sempersches Organ" eben versteht.

Und auf p. 292, wo der Verdauungsapparat behandelt wird, ist erwähnt: „Das Sempersche Organ, soweit es vorhanden ist, gehört zur Mundhöhle."

Babor, J. F. hat dann 1895 in der K. böhm. Ges. Wiss. „Über die wahre Bedeutung des sogenannten „Sempersche Organes" der Stylommatophoren" gesprochen. Er gibt dort eine Detailbeschreibung, die in ihrer physiologischen Deutung ganz neu ist gegen die der anderen Autoren bis auf Bemerkung in Simroths Pulmonatenband 1912 (s. oben), die augenscheinlich dem Baborschen Berichte entnommen ist.

Bisher hatte noch kein Autor von denen, die die fraglichen Teile untersucht hatten, von einer Beziehung oder gar Verbindung mit der Mundhöhle etwas erwähnt. Babor sagt aber wörtlich:

Das Sempersche Organ (Sempersche Drüsen) wird von einer konstanten Anzahl ungleich großer Läppchen gebildet, die eine länglich-eiförmige, zugespitzte Form aufweisen und mit ihrem verjüngten Ende der Rinne sich ansetzen, welche das Vorderende der Buccalmasse von der ovalen Kopfwand abgrenzt; sie münden an der Decke in die Buccalhöhle, und zwar gleich am Anfang derselben, hinter dem Kiefer. Innerlich bestehen sie aus einzelligen, selbständigen Drüsen mit gesonderten Ausfuhrgängen, zuweilen zu mehreren von feinen Bindegewebsmassen umschlossen.

Ihrer Struktur nach gleichen die Zellen durchaus den Speicheldrüsenzellen, zur Zeit ihrer Tätigkeit von Sekretklümpchen erfüllt.

Sie stellen nichts anderes als pharyngeale Speicheldrüsen dar.

Bei Limax sehr gut entwickelt.

Auf die Baborsche Beschreibung hat sich dann Meisenheimer in seiner Monographie von Helix pomatia bezogen, weil es zeitlich die jüngste war, die darum am ersten Genauigkeit er-

warten ließ. Sie enthält jedoch, wie sich zeigt, die abweichenste Auffassung.

Aus dieser Übersicht über die Geschichte des Organs wird zunächst folgendes klar:

1. Wir haben es, scharf genommen, gar nicht mit einem Organ zu tun, sondern es sind im Sinne des Entdeckers, wie Leydigs und Sarasins, in erster Linie darunter die Ganglien der Mundlappen und sekundären Nervenknoten der Lippen, die ganglionäre Anschwellungen, wie die der Fußnerven darstellen, zu verstehen. Als zweiter Bestandteil kommen die „eigentümlichen" Zellen Sempers, die Drüse Leydigs, die Drüsenballen Sochaczewers und Simroths hinzu.
2. Von einer Lagerung der Teile, auch nicht der drüsigen, in der Mundhöhle, ist bis auf Babor von keinem Autor etwas gesagt. Der Schlüssel zu diesem Irrtum scheint hiernach in jener Bemerkung Sarasins über die Sempersche Zeichnung zu liegen, wonach infolge Kontraktion der Schnauze eine unnatürliche Verlagerung eingetreten war. In der Auffassung wie Beschreibung Sempers selbst finden wir, was ich schon betonte, keine Beziehung zur Mundhöhle oder gar zum Verdauungssystem. Die Schuld zu so divergierenden Schilderungen scheint mir nun darin zu liegen, daß keiner der zitierten Forscher wirklich gefärbte Serienschnitte durch die betreffende Körperpartie angefertigt hat. Damit hätte man bald die Lösung gehabt.

Ich ging nun so vor.

Simroth behauptet in der Arbeit von 1890 (62), — 1885 einfacher, drüsiger Bau für Limax maxim. angegeben —, daß den Vitrinen das Sempersche Organ fehle. Dies schien mir darum sofort zweifelhaft, weil er Limaciden wie Heliceen, ja vermutlich allen Stylommatophoren, mehr oder minder entwickelt, zukommt, und ich vermutete sogleich ein Übersehen des betreffenden bei der Sektion, was bei der Kleinheit der Tiere ja verständlich ist.

Immerhin wählte ich zur Orientierung zunächst zwei Limax-Arten — Limax tenellus und Agriolimax laevis — also Vertreter der Gruppe, die es sicher besitzen sollte. Ich machte Serienschnitte von den Tieren und verglich die fraglichen Verhältnisse mit denen bei den Vitrinen. Der Unterschied war kaum nennenswert.

Sodann machte ich noch an frischem Material Quetschpräparate der betreffenden Teile, wie sie vermutlich auch die älteren Autoren untersucht hatten.

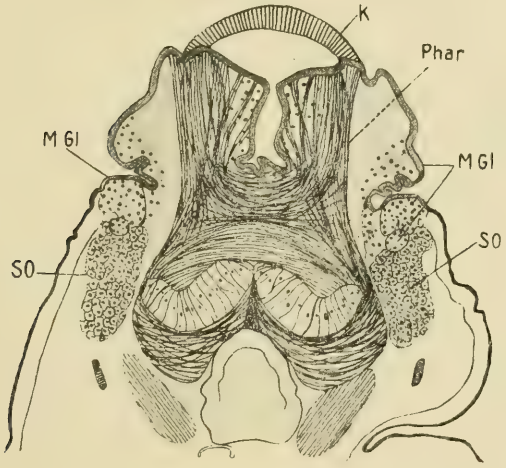
Ich gewann dadurch nun folgende feste Resultate für die Klarstellung der ganzen Frage:

1. Die Hauptmasse des „Sempersehen Organs" wird von nervösen Elementen gebildet. Es sind das basal, zu beiden Seiten des Mundes die Ganglien des Mundlappen oder Lippententakeln, in zweiter Linie die Ganglienknoten, respektive ganglionären Anschwellungen, die nach oben kranzförmig den Bulbus umstellen und die Innervierung der äußeren, segmentierten Oberlippe besorgen.
2. Der Nerv des Mundlappenganglion ist der stärkere Ast des Kopfnerven, der gradlinig zum kleinen Fühler führt und dort sein kolbenförmiges Ganglion bildet. Dagegen werden die Ganglienknoten der Oberlippe bei den Vitrinen von einem besonderen Nerven — gegen Sarasin bei Limax! — abgegeben, der jederseits in einseitig geweihartig verzweigten Enden nach oben ausläuft, deren Zahl wechseln kann.
3. Die Ganglien der Mundlappen und in viel geringerer Ausbildung und weniger zusammenfallend, die der Oberlippe, werden von Paketen und Lagen einzelliger Drüsen überlagert, die die Größe des ganzen Komplexes beträchtlich vermehren (Textfig. 21, *SO*). Auf Quetschpräparaten werden stets am leichtesten einzelne dieser Zellen isoliert, die sich dann als flaschenförmige, große Zellkörper mit großem Kern und schlankem, langem Ausfuhrgange erweisen. Sie besitzen eine große Ähnlichkeit mit den Drüsenzellen der Fußdrüse. Auf Schnitten tritt diese Ähnlichkeit, besonders ihrer Sekretionsphasen, noch deutlicher hervor (Tafel IV, Fig. 5 u. 6).
4. Die Ausmündung des drüsigen Zellhaufens, der von pigmentiertem Bindegewebe ganz fein um- und durchsponnen ist, erfolgt zu Seiten, und vor allem hinter der nervösen Tastplatte, die mit gewölbter Oberfläche den Abschluß des Ganglions nach außen bildet.

   Ob da aber für alle Zellen eine Ausmündung nach außen erfolgt, ist gar nicht mit Sicherheit festzustellen. Dagegen nicht einen einzigen Ausfuhrgang vermag ich

für die übrigen Drüsenpakete aufzufinden, die sich hier und da auflockern, in Ketten die Leibeshöhle durchziehen und sich in den Scheiden der kleinen und großen Fühler, gleichfalls den Ganglien angelagert, wiederfinden (Textfigur 25). Simroth erwähnt sie sehr wohl auf p. 207 seines Pulmonatenbandes als großkernige Zellen in den Fühlern, jedoch mit unsicherer Form wie Funktion.

Nach den Schnittbildern meiner Präparate scheint es mir aber nicht mehr zweifelhaft, daß alle diese Zellen gleichwertige Elemente sind. Sie gehen hervor aus den



Textfig. 21. Lagerung der Drüsenzellenpakete an den Mundlappenganglien (Sempers Organ) bei Vitrina clongata.

bekannten Bindegewebszellen. Ein Teil der Zellballen an den Ganglien der Lippententakeln mündet nach außen und unterstützt funktionell auf den Lateralstreifen die Fußdrüse. Alle anderen sieht man ohne äußere Sekretion. Es ist nicht unmöglich, daß sie nur als Polster und Gleitschutz für die Ganglien, die sie umhüllen, dienen.

5. Das wesentlichste des Resultats geht also dahin, daß das „Sempersche Organ" in keinerlei irgendwie bewiesener, noch verständlicher Zusammengehörigkeit zur Mundhöhle und damit zur Verdauung steht, seine Deutung als pharyngeale Speicheldrüse mithin ganz auszuschalten ist, da sie jeder Unterlage entbehrt.

Wieweit Babors Beschreibung des Organs (s. oben) den Verhältnissen bei Helix pomata entspricht, kann ich augenblicklich nicht kontrollieren, weil mir keine Serie vom Bulbus dieser Art zur Verfügung steht. Bei Limax aber, wie Vitrina, sind diese Partien, die Babor beschreibt, ohne jede Drüsenzelle und rein nervös-muskulöser Natur (Textfig. 26). Von den Drüsenballen in der sekundären Leibeshöhle ist aber die Mundhöhle durch die mächtigen Muskellagen der Pharynxwandungen geschieden.

Die einzige Beziehung zur Mundhöhle bestünde in der Tastfunktion von Lippen und Mundlappen. Dann wären aber konsequenterweise auch die zwei rechten Fühlerpaare zur Mundhöhle zu rechnen, was aber doch nicht angeht!

Simroths und Babors Auffassung des „Sempersehen Organs" ist also abzulehnen. Auf Grund seiner ersten Entdeckung und Geschichte ist nur die hier vorgetragene Deutung wie anatomische Umgrenzung statthaft. Aus praktischen Gründen möchte ich vorschlagen, den Ausdruck „Sempersches Organ" überhaupt abzuschaffen und künftig nur von den Mundlappen und Lippenganglien einerseits zu reden, von den drüsigen Teilen dagegen nur den Drüsenzellenkomplex am Mundlappenganglion als „Mundlappendrüse" vielleicht, gemäß der Fühlerdrüse bei Vaginula unter einem festen Namen bestehen zu lassen. Dagegen gibt die überaus wechselnde Ausbildung der Drüsenzellenpakete in der Kopfhaut und ihre Zusammenhanglosigkeit mit den Lippenganglien nicht das Recht einer einheitlichen Bezeichnung.

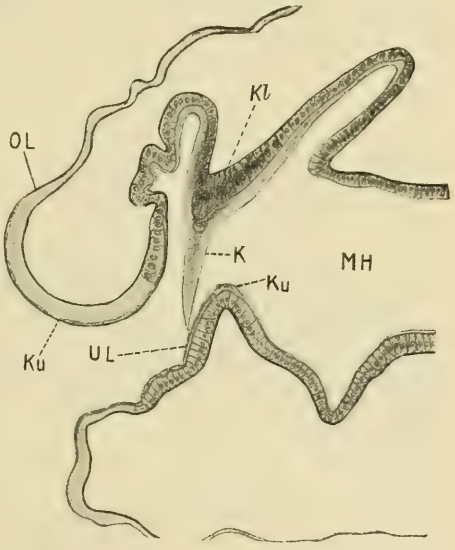
VII. Das Ernährungssystem.

a) Mundhöhle und Pharynx.

In Textfig. 47 gebe ich weiter hinten einen Durchschnitt durch das ganze Tier, der auch für das Ernährungssystem zur allgemeinen vorherigen Orientierung dienen möge.

Die bereits morphologisch beschriebenen Lippen bestimmen den Anfang und die Form der Mundöffnung. Ihre natürliche Gestalt und Lage im Leben ist nie ganz sicher festzustellen. Sie wird durch die dauernden Aktionen der Muskeln meist zusammengepreßt oder hin und her verschoben.

Im ganzen erscheint der Mund beim Öffnen als ein rundliches Loch, das erst ein Stück weiter nach hinten durch die zwei inneren, in der Mediane getrennten Lippen und die Pharynxwände sich zu dem für die Pulmonaten meist angeführten, senkrechten Spalt verengt. Bei fixierten Tieren erfolgt in der Regel ein Einziehen der äußeren Lippen mit rückgezogenen Pharynx, was eine rüsselartige Verlängerung des kontrahierten Bulbus durch die äußere Kopfhaut bedingt. Bei erstickten Tieren tritt das Gegenteil oft ein, d. h. der Mund klafft aufgequollen, und der Kiefer wird dadurch frei sichtbar. Als Tastorgane für die Nahrung sind die Lippen mit reichverzweigten und aufgeteilten Nervenelementen versehen, die aber, meines Erachtens, als Geschmacksorgane kaum in Frage kommen, weil sie eine verstärkte Cuticula von der Mundhöhle trennt.



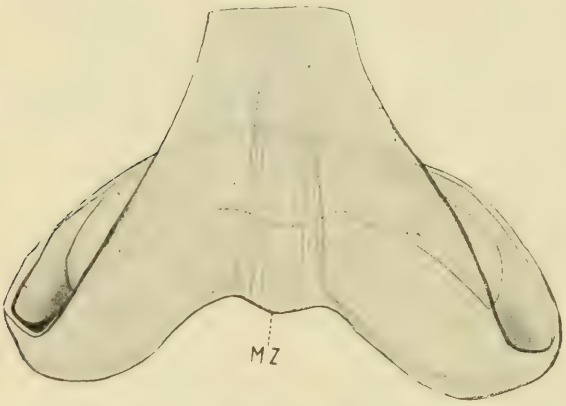
Textfig. 22. Kiefer-Kutikularbildung der Mundhöhle bei Vitrina pellucida.

Der Außenrand der innerenLippen trägt noch eine Extraverstärkung der Cuticula als Reibungsfläche gegen den darüberstehenden Kiefer (Textfig. 22, *Ku*).

Der Kiefer ist die kutikulare Abscheidung einer erhöhten Epithelleiste am Anfang des Gaumendaches. Die fraglichen Zellen besitzen große Ähnlichkeit mit den Periostrakumbildnern der Mantelrinne (Textfig. 22, *Kl*). Die Deutung der Kieferstruktur aus den von jeder Zelle abgeschiedenen und aneinandergelagerten Konchyolinsäulchen kann ich bei Vitrinen nur für die vordere Hauptplatte gelten lassen, die auch den, für Vitrinen und Limaciden charakteristischen Mittelzahn trägt (Textfig. 23, *MZ*). Die am Gaumendach auslaufende hintere Platte zeigt eine Querstreifung in der Fläche, die wahrscheinlich in einer gewissen Reihenordnung der Zellen, deren Leistung kieferwärts zunimmt, ihren Grund hat.

Am Kiefer von V. elongata ist die senkrechtsäulige Struktur der Vorderplatte am stärksten ausgeprägt, so daß seine Oberfläche starkrissige Furchen zeigt, die den unteren schneidenden Rand mehr ausgeschartet erscheinen lassen als bei den anderen Arten. Der mittlere Zahn ist dagegen am seichtesten ausgebildet, sowohl in seinem Erheben über die Fläche wie seinem Vorragen über die Schneide.

Ganz ähnlich beschreibt F. Wiegmann den Kiefer von V. brevis. Er spricht von schuppenartigen Streifen. — Ein Kiefer von V. elongata war auf halber Höhe der Zahnleiste, ziemlich in der Mitte, anscheinend in der Jugend gespalten worden und, vermutlich basale Zellen hatten den Riß mit homogener Cuticularsubstanz plombiert. Die senkrechten Säulchen vereinigten sich erst unten wieder wie gewöhnlich, freilich mit leicht gefächerter Anordnung. Die Kiefer von V. pellucida und V. diaphana sind sich sehr ähnlich. Die schärfste Entwicklung nach Zahn und Schneide liegt bei V. diaphana vor, bei der aber die Oberfläche sich am stärksten ausglättet. Im allgemeinen wird es unsicher bleiben, wollte man bloß nach dem Kiefer die Art bestimmen.



Textfig. 23. Kiefer von Vitrina pellucida. 63mal vergr.

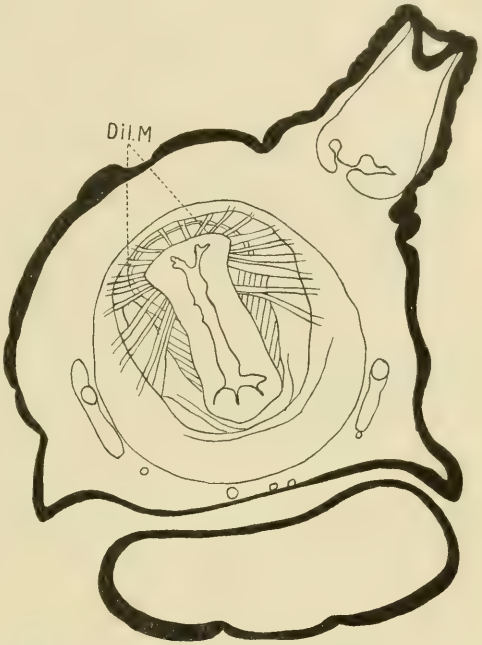
Der Mundspalte inseriert sich in ihrem oberen Teile ein radiär geordnetes Dilatorensystem von ca. 20 einzelnen Muskelbündeln, die das Lumen in die Breite zu ziehen vermögen, um beim Freßakt für die Bewegungen der verschiebenden Radula Platz zu schaffen und den Kiefer freizulegen (Textfig. 24 *Dil.M.*).

Ein unteres System, dessen Bündel dicht aneinander gelagert sind und das das obere unter fast rechtem Winkel schneidet, besorgt das Öffnen des unteren Mundspaltenlumens. Die Bewegungsmöglichkeit der Kiefer erscheint gering. Es kann durch Muskelstränge, die dem Dach der Mundhöhle parallel laufen

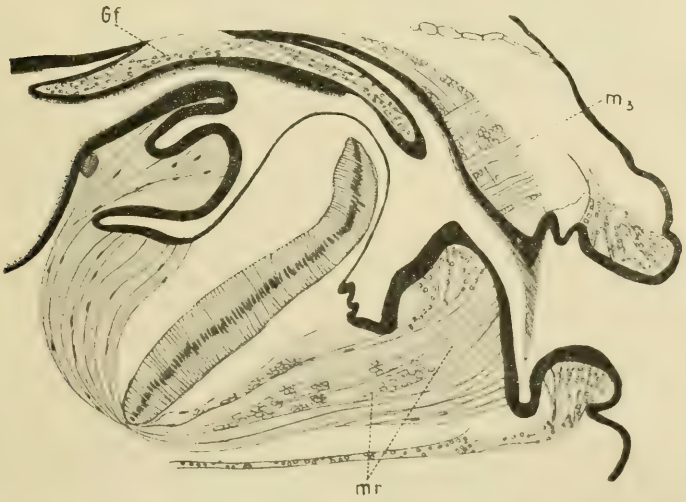
und die vordere, starke Ringmuskulatur des Bulbus durchkreuzen, etwas gehoben werden. Ein Herabdrücken erfolgt durch die Wirkung der genannten Ringmuskeln und sekundär, wenn ein unterer Druckpunkt vorliegt, durch kurze Muskelstränge im Mundhöhlendach (Textfigur 25, m_3), die auf den Längsmuskeln wie Ringmuskeln senkrecht stehen.

Von der hinteren Grenze des inneren Lippenpaares ist die Pharynxhöhle zu rechnen.

In Textfig. 26a gebe ich ein Bild der einheitlich verschmolzenen Radulastützbalken, die das Zentrum für die Pharynxmuskulatur bilden. Beobachtet

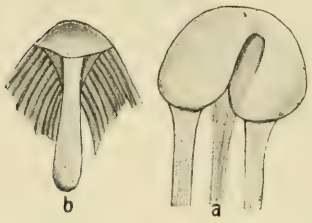


Textfig. 24. Muskelfächer im Mund von Vitrina pellucida.

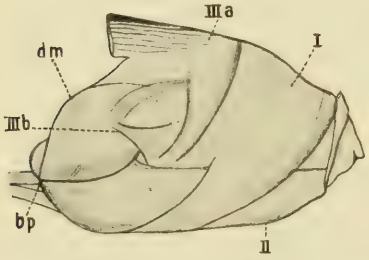


Textfig. 25. Sagittalschnitt durch den Schlundkopf von Vitrina pellucida.

man die Tiere, so sieht man, wie durch die Muskeln (*mr*) der inneren Lippen (Textfig. 25) zunächst dies etief nach innen und hinten gezogen werden; erst danach schiebt sich die Radula von unten her weit nach vorn, daß sie zum größten Teile sichtbar wird, und zieht sich in einer Kurve nach oben, zuerst an den Kiefer, hinten, wo der Schlund beginnt, ans Gaumendach anschleifend, wieder zurück. Aus dieser typischen Freßbewegung heraus, die ich oft sah, läßt sich auch die Funktion der stets komplizierten Pharynxmuskulatur, deren Untersuchung noch durch die Kleinheit der Teile bei den Vitrinen erschwert wird, im Prinzip begreifen. Sie weicht von der, die AMAUDRUT (1) für Helix beschreibt, erheblich ab und variiert bedeutend unter den einzelnen Arten. Zunächst die Verhältnisse bei V. pellucida (Textfig. 27). Schon das Bild beim stark und schwach kontrahierten Bulbus ist recht verschieden.



Textfig. 26a u. b. a) Radulastützbalken mit ansetzenden Muskeln; b) Rudulamembran mit symmetrisch inserierten Muskelbündeln.



Textfig. 27. Schlundkopf von Vitrina pellucida.

Der Basalpunkt der Stützbalken (Textfig. 27, *bp*) ist zugleich der scheidende Punkt für die ventrale und dorsale Pharynxmuskulatur. Ferner ist es der zweite Fixpunkt für alle Aktionen. Der erste liegt im Lippenkranz, wenn dieser sich auf eine Unterlage preßt oder stützt. Die ventrale Schlundkopfmuskulatur zerfällt in folgende Teile:

1. Die zwei Bänder der Pharynxretraktoren;
2. die untergeflochtenen Verlängerungen dieser Muskeln (Textfig. 25, *mr*);
3. die zwei Retraktoren der inneren Lippen;
4. eine starke, vordere Querschicht, die sich dorsal zum Ringe schließt.

Oberhalb des Basalpunktes der Stützbalken folgt die dorsale innere Muskulatur (Textfig., 27 *dm*). Sie heftet sich 1. median an den Stützbalkenschlitten, 2. ein oberflächliches System an die

Ränder der Radulaspreite, wo es einer Sonderbewegung der Radula auf den Stützbalken, speziell für Querbewegung dient (Textfig. 26b). Das 3. inseriert sich als Muskelfächer in der Ösophagialfalte (Textfig. 26a, *f*). Äußerlich sind die Muskeln viel geschlossener als bei Helix. Sie lassen sich als drei Hauptpaare charakterisieren. Als erster legt sich vorn, quer über das Dach des Bulbus in einer Breite vom Kiefer bis zum Ursprung des Schlundes, ein breiter Muskelsattel, der sich ventral in zwei Wurzeln spaltet (Textfig. 27, *I*).

Diese lassen zwischen sich ein mächtiges laterales Längsmuskelpaar hindurchtreten, das sich vorn in den Lippen, hinten an der Muskularis der Stützbalken inseriert (Textfig. 27, *II*). Diese Muskularis überlagert als drittes Paar rechts und links die Backen der Stützbalken nach hinten.

Zwei kleinere, weitere Muskelpaare strahlen von den letzteren divergierend 1. nach dem dorsalen Sattel, 2. in das Geflecht von Sattelwurzeln und großen lateralen Längsmuskeln.

Kontrahiert sich jetzt zusammen mit den inneren achsialen Lippenmuskeln dieses große Längsmuskelpaar, so werden die Radulastützen — der Fixpunkt muß am Munde vorn liegen! — energisch nach vorn gezogen. Die hintere dorsale Masse des Muskelfächers hilft dabei durch seine Kontraktion die Radulastützen hinten heben, so daß sich die Radulaspitze senkt. Die Wirkung der vorderen ventralen Quermuskelschicht drückt hierauf vermutlich die gesamte Radulamasse nach oben und dabei gegen den Kiefer, wobei die Kontraktion des dorsalen großen Muskelsattels ein Ausweichen nach vorn verhindert und die Rückbewegung unterstützt. Ein schwächerer, breit aufgeteilter Muskel, der sich einerseits zwischen den Stützbalkenschenkeln, andererseits an der dorsalen Seite der Radulascheide inseriert, scheint für das Rückziehen erst von sekundärer Bedeutung. Er entspricht offenbar dem Tenseur inférieur von Amandrut bei Helix (Textfig. 26a).

Die besonderen Kaubewegungen der Radulamembran werden durch die schon erwähnten Muskelbündel bedient, die direkt beiderseits an dieser ansitzen und dicht aneinandergelagert eine in ihren einzelnen Elementen noch gut getrennte Schicht bilden (Textfig. 26b). V. pellucida zählt deren auf jeder Seite etwa neun. Sie verbinden sich mit der Pharynxwandung. Das Dach der Pharynxhöhle hat bei Vitrina oberhalb der Radula eine breite doppelte Querfalte ausgebildet, auf die sich bis zirka zwei Drittel ihrer Breite das Flimmerepithel des Schlundes erstreckt (Text-

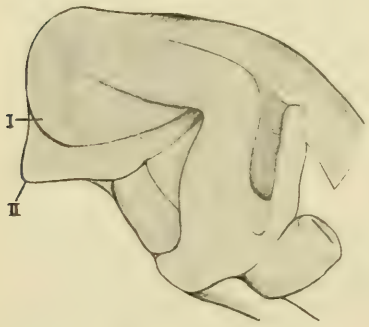
figur 25, *gf*). Vor diesem Flimmerepithel liegt noch in der Falte eine seichte Bucht, die offenbar durch den ständig wirkenden Druck der Radula bei den Schlingbewegungen bedingt ist.

Die vorderen Schenkel des Pharynxretraktor laufen bei V. pellucida absolut ventral in zwei verbreiterte, aufgelöste Bänder aus. Der Schlundkopf von V. diaphana ist dem von V. pellucida sehr ähnlich. Er ist nur schlanker, die Radulascheide stärker entwickelt und die Pharynxretraktoren inserieren sich höher seitlich (Textfig. 28).

Textfig. 28. Schlundkopf von Vitrina diaphana.

Der Pharynx von V. elongata scheint zunächst recht verschieden (Textfig. 29).

Der Muskelsattel ist schwächer entwickelt, so daß die seitlichen Protraktoren, die an den Schenkeln der Stützbalken anfassen, sich mehr hervordrängen. Die ventralen Längsbündel, die bei V. pellucida in die mächtige Querschicht verflochten sind, sind hier als drei Einzelmuskeln jederseits entwickelt, die miteinander nach hinten leicht divergieren. Weil nun auch die Stützbalken steiler zur Längsachse des Tieres, also zur Horizontalen, gestellt sind, sind jene Muskelbündel kürzer. Die Stützbalken selbst sind viel mächtiger und gerade in der Form des Zungenknorpels tritt ein Gegensatz der Gruppen V. pellucida — V. diaphana und V. elongata — V. brevis hervor.



Textfig. 29. Schlundkopf von Vitrina elongata.

Die vordere, obere Brücke, die die Spitze der Radulaspreite trägt und die beiden Stützbalken zu einem Stück verbindet, ist bei den ersten beiden Formen sehr schmal und flach. Sie schwindet bald ganz, so daß die Zahnmembran schnell zur Rinne vertieft wird. Histologisch besteht die Brücke aus Bindegewebszellen. Ventral sind die Schenkel durch eine quere Muskelbahn fast bis

zum hinteren Ende, ziemlich auf der Höhe, wo sich Schlund wie Radulascheide vom Pharynx sondern, verbunden. Sie gestattet durch ihre Kontraktion ein Verflachen der medianen Rinne in der Radulamembran in engen Grenzen, denn hier ist die Radulamasse noch frei von Muskelansätzen.

Bei V. elongata und V. brevis dagegen dehnt sich jene obere Brücke zu einer geschlossenen Wölbung aus, die ganz allmählich abnimmt und so die Stützbalken zu einem viel einheitlicheren, festen Stück verschmilzt. Ganz hinten läuft sie in eine bindegewebige Membran aus, die den gesamten Zungenknorpel überspinnt. Die Schenkel des Knorpels sind wulstiger und seitlich mächtiger ausladend als bei der Gruppe V. pellucida.

Histologisch ist dagegen der Pharynx aller Arten einheitlich gebaut.

Das Epithel der Mundhöhle, das von der hinteren Grenze der inneren Lippen schnell zum Plattenepithel unter der Radulamembran abfällt, erhöht sich in der Radulascheide wieder zum Zylinderepithel, das sich weiter zum Odontoblastengürtel und den Schmelzzellen der Radulapapille differenziert.

Die Unterseite des Zungenknorpels wird nur z. T. von längslaufenden Muskelfasern bedeckt. Wo die Radulascheide aus der Pharynxmasse heraustritt, greifen die Seitenmuskeln des Pharynx nach innen um die Stützbalken herum, so daß auf eine begrenzte Strecke nach oben eine muskulöse Querschicht liegt, die jedoch bald schwindet.

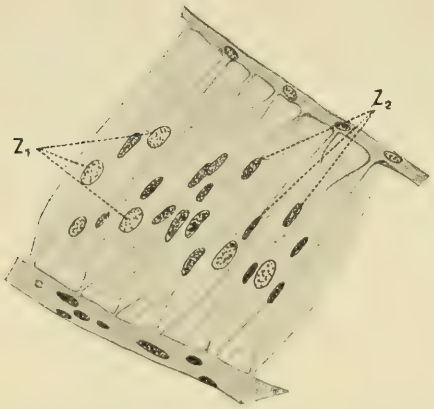
Die vordere Oberseite der Stützbalken ist frei von Muskeln. Um die vordere Spitze schlägt sich das Subradularepithel lippenartig herum (Textfig. 31 *Ep*).

Über die histologische Natur des Subradularknorpels, also der Stützbalken, herrscht bis heute für die Pulmonaten Unklarheit, weil neuere Angaben fehlen.

M. Nowikoff (Z. f. w. Z. 1912, 103, 4) hat in seiner neuesten Arbeit über das Knorpelgewebe bei Wirbellosen an Gasteropoden leider nur Prosobranchier, nämlich Patella, Fissurella und Haliotis untersucht.

Die Behauptung älterer Autoren, wie Claparèdes, Sicards, Lagaze-Duthiers, Joyeux-Laffnies u. a., daß nämlich auch bei den Pulmonaten sich in den Stützbalken knorpeliges Gewebe finde, ist von Plate für eine Reihe Formen wie Daudebardia usw. widerlegt worden.

Für Vitrina ist Claparèdes Charakterisierung ganz unverständlich. Er gibt nach Nowikoff an, gerade bei Vitrina eine Knorpelart gefunden zu haben, deren Zellen sehr klein und deren Zellwände von unmeßbarer Dicke seien, so daß das Gewebe mehr einem Epithel als einem Knorpel ähnlich sei. Ich konstatiere für Vitrina folgende Verhältnisse.



Textfig. 30. Schnitt (sagittal) durch die Spitze eines Stützbalkenschenkels von Vitrina elongata.

Man kann am ausgewachsenen Tier zwei Zellformen unterscheiden, die die Stützbalken selbst zusammensetzen. Z_1 und Z_2 in Textfig. 30 u. 31.

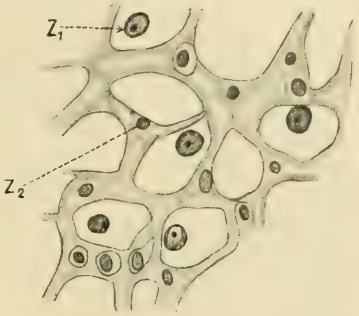
Die erste Form (Z_1) ist größer, aber weniger zahlreich als die zweite (Z_2). Die erstere bildet an den Rändern und im vorderen Teile der Schenkel breite, lange, spindelförmige Zellen mit großen elliptischen Kernen (Textfig. 30, Z_1). Zwischen sie schalten sich, viel bedeutender an Zahl, ganz schlanke Zellen (Z_2) mit gestreckten, länglichen, kleineren Kernen. Deren Zellgrenzen sind im Sagittalschnitt nicht deutlich sichtbar. Beide Zellformen sind aber fein längsgestreift.

Textfig. 31. Sagittalschnitt durch den gesamten Stützbalken.

Je mehr nun die Stützbalkenschenkel sich verdicken, desto mehr geht die annähernd parallele Anordnung, wie sie Textfig. 30 zeigt, verloren, weil man vornehmlich Querschnitte durch die Zellleiber erhält (Textfig. 31 u. 32). Für ihre Charakterisierung ist darum Textfig. 32, die einen Teil aus der Mitte von 31 stärker vergrößert darstellt, wichtig.

Wir haben es entschieden nicht mit echten Knorpel zu tun, denn es fehlt die geschlossene Grundsubstanz und man kann durchgehends nur Zellwände, die allerdings auffällig verstärkt sind, erkennen.

Untereinander lassen sich die zwei Zellarten Z_1 und Z_2 gut unterscheiden. Der Hauptunterschied liegt offenbar in der Größe, denn sie entwickeln sich beim Embryo und jungen Tier aus einem gleichartigen Gewebe, das lauter gleichmäßig große, relativ kolossale wie chromatinreiche Kerne führt.



Textfig. 32. Zellen von 30 im Querschnitt aus der Mitte des Stützbalkens.

Ob wir die beschriebene Gewebeform als eine Zwischenstufe zwischen blasigzelligem Bindegewebe und dem echten Knorpel bei den Prosabranchiern und Cephalopoden aufzufassen haben, bleibt noch eine offene Frage, bis andere Pulmonatengattungen daraufhin untersucht wurden.

b) Die Zähne der Radula und ihre Bildung.

Für systematische Zwecke wurden die Zahnformen der Vitrinen bereits von Wiegmann (71, 72) genauer studiert. Doch ist nur das Wesentlichste, und auch das nur sehr kurz, veröffentlicht.

Bekanntlich haben die Vitrinen eine wohlausgebildete Mittelreihe von Rachiszähnen, was sie als höherorganisiert über die Testazellen stellt.

Weil die einzige Zahnformel, die ich veröffentlicht fand, nämlich bei A. Lehmann für Vitrina pellucida, falsch ist, wie Wiegmann in seinen Manuskripten nachweist, führe ich, ehe ich zur Morphologie komme, erst die Formeln für alle vier Arten nach F. Wiegmann, der diese Verhältnisse stets sehr genau untersuchte, auf.

Er notiert für:

	Längsreihen:	Querreihen:
V. pellucida	31 (30)—1—31 (30)	89—93
V. diaphana	38—1—38	92—103
V. elongata	33 (39)—1—33 (39)	125
V. brevis	31—1—31	71—88.

Berücksichtigt man die große morphologische Differenz zwischen den Lateralzähnen des Mittelfeldes und den Marginalzähnen sowie den Übergangsformen zwischen beiden, so erweitern sich die Formeln, diesmal nach meinen Präparaten, folgendermaßen:

M

V. pellucida 25—1—8—1—8—1—25
34 (7) (7)

auf ca. 70 Querreihen.

V. diaphana (Inselsberg) 24 (23)—2—9—1—9—2—24 (23)
35 71

V. diaphana (Lauchagrund) 22—2—8—1—8—2—22
32 73

V. elongata 25—2—10—1—10—2—25
37 111

V. brevis 22—1—8—1—8—1—22.
31 63

Daraus ist ersichtlich, wenn man die Wiegmannschen Formeln dagegenhält, daß auch die Zahl der Längsreihen keine artkonstante Größe zu sein scheint. Mein Wert für V. pellucida ist größer. Für V. brevis stimmt er genau überein, für V. elongata hält er sich innerhalb der von Wiegmann angegebenen Grenzen. Für V. diaphana sind meine Werte geringer, so daß also auch dem Unterschiede zwischen der V. diaphana aus dem Lauchagrunde und der anderen keine Wichtigkeit beizumessen ist.

Vermutlich erfolgt eben das Wachstum nicht bloß in die Länge mit zunehmender Reife, sondern auch noch in engen Grenzen in die Breite, so daß wir die gefundenen Unterschiede als Wachstumsdifferenzen zu betrachten haben. Immerhin habe ich mich bemüht, nur Tiere, die nach allen Merkmalen voll ausgewachsen waren, zur Untersuchung der Radula zu verwenden. Die Zahl der Querreihen unterliegt den weitesten Schwankungen, weil bei der Präparation leicht vordere Partien abbrechen. Auffallend wäre höchstens die außerordentliche Länge bei V. elongata mit 111 bis 125 Querreihen, die die anderen Arten weit übertrifft.

Auf der Membran sind die Zähne nicht gleichmäßig dicht verteilt. Eng aneinander schließen nur die Basalplatten des Mittelfeldes. Für die Marginalzähne muß naturgemäß ein Auseinanderrücken stattfinden, das sich nach dem Rande zu vermehrt, weil

die Oberfläche der Radulaspreite um ein weniges breiter ist als die der Radularinne, nachdem der Zahn seine definitive Größe erlangte.

Was nun die Zahnform betrifft, so lassen sich sehr wohl charakteristische Unterschiede, entgegen Simroth, zwischen den einzelnen Arten feststellen. Bekannt sind bereits die Vielzahl der Seitenspitzen der Marginalzähne bei V. pellucida (Textfig. 33a, 33b); die dornförmige Ausbildung der Hauptzacke derselben Zähne mit Unterdrückung der Nebenspitzen bei allen anderen Arten (Textfig. 34).

a b

Textfig. 33a u. b. Zähne-Marginal u. Lateral von Vitrina pellucida.

Textfig. 34. Marginal und 6 Lateralzähne von Vitrina diaphana. Bei den Marginal zeigt sich das Abnehmen der Zahngröße randwärts.

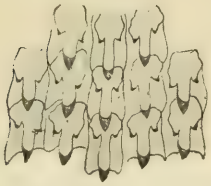
Dabei weise ich hin auf den herabgezogenen inneren Seitenzacken der Lateralzähne bei V. diaphana, der diese Art mit Sicherheit von den anderen unterscheidet (Textfig. 35). V. elongata ist bestimmbar durch die scharfen, leicht gekehlten Seitenspitzen derselben Zähne (Textfig. 36). Am ähnlichsten in der Form

Textfig. 35. Rachiszahn und Lateralia von Vitrina diaphana.

Textfig. 36. Rachiszahn und Lateralzähne von Vitrina elongata.

des Rachiszahn und der Lateralen sind V. pellucida und V. brevis, die aber leicht durch die Marginalzähne unterschieden werden können, da V. brevis die Hauptdornen ohne Nebenspitzen wie V. diaphana und V. elongata führt (Textfig. 37). Die letztere Form gilt für die höhere, weil sie aus der ersteren hervorgeht.

Verfolgt man die Marginalzähne bis zur Peripherie der Radulamembran, so sieht man ihre steigende Verkleinerung. Der äußerste Zahn besteht eigentlich nur noch aus der rudimentären Basalplatte.



Textfig. 37. Rachiszahn und Lateralzähne von Vitrina brevis.

Dies Fallen der Zahngröße und Verschwinden der Form erklärt sich durch die seitlich abnehmende Beanspruchung beim Fressen. Auf phyletische Beziehungen zu anderen Pulmonatengruppen ist bereits von Wiegmann und Simroth aufmerksam gemacht worden. Am nächsten stehen wieder, wie schon in der Kieferform, die Limaciden.

Wichtiger und von anderem Interesse schien mir dagegen die Untersuchung der Zahnbildung, die bei der Anatomie der Buliminen von Beck (4) zu erfreulichen neuen Resultaten geführt hatte. Ich kann seine Befunde in einigen Teilen bestätigen und auch vervollständigen.

Mich leiteten in erster Linie vier Gesichtspunkte:

1. wollte ich ebenfalls die Zahl der Odontoblasten, die für die Bildung des Rachiszahnes und des Lateralzahnes nötig sind, für die Vitrinen feststellen;

2. sehen, ob die relativ komplizierte Morphologie des Zahnes nicht auch durch den Situs der entsprechenden Odontoblastengruppe bestimmt ist und aus ihr erklärt werden kann. Dabei mußte es einmal gelten, die α-β-γ-δ-ε-Zellen, wie sie der Längsschnitt sagittal zeigt, im Querschnitt wie horizontalen Basalschnitt aufzusuchen und zweitens die Zahl jeder Odontoblastenreihe, z. B. der α-Zellen, wie ihre Teilaufgabe an der Zahnbildung herauszubekommen;

3. ist theoretisch zu folgern, daß mit der abnehmenden Größe und vereinfachten Form der Marginalzähne auch die Zahl der Odontoblasten abnehmen muß. Es ist zu untersuchen, bis zu welchem Grade dies bei den äußersten Randzähnen geht;

4. die Frage, ob das schmelzbildende Lager der den hinteren Teil der Redulapapille ausfüllenden hohen Zylinderzellen, deren Kerngröße der der Ondontoblasten wenig nachsteht, für die Form des Zahnes nicht mehr haftbar zu machen sei. D. h.: Ist der Zahn in seiner Gestalt schon bis ins feinste durch die Odontoblasten „präformiert" und besorgen die Schmelzbildner nur noch eine genau parallele Überschichtung des formbestimmenden Kerns oder nicht?

Die Beantwortung dieser Fragen war mir, hauptsächlich aus technischen Gründen, nur z. T. möglich.

Punkt 1 ist von Beck für Buliminus detritus mit größter Wahrscheinlichkeit gelöst. Der Odontoblastengürtel liegt in Form eines nach vorn offenen Hufeisens, dessen Schenkel jedoch nicht eine Ebene bilden, sondern in einer Kurve nach oben gezogen sind, in der Radulatasche, so daß man also auf Basalschnitten durch den hinteren Teil der Papille in erster Linie die Mittelreihen zu Gesicht bekommt. Die seitlichen Gruppen verzerren sich und lassen sich kaum einheitlich orientieren.

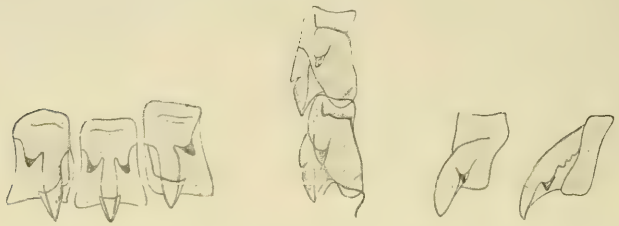
Zunächst untersuchte ich Sagittalschnitte von V. pellucida, die die fünf Zellen der Odontoblastenzone, also von α—ε getroffen hatten. Ich fand hierbei folgende Verhältnisse, die in der bisherigen Literatur noch nicht erwähnt wurden (Taf. IV, Fig. 7).

Das basale Zylinderepithel, das aufwärts vor den Odontoblasten liegt, zeigt über dem Kern im Zelleib eine dichtere, punktförmige Anhäufung des Plasmas, die sich bis zur 9. Zelle, von ε ab, verfolgen läßt. Ich vermag diese Strukturerscheinung nicht recht zu deuten.

Ferner sehe ich die dem Odontoblasten ε benachbarte, also letzte Zelle dieses Epithelstreifens nach unten in typischer sekretorischer Tätigkeit. Das Plasma der oberen Hälfte ist aufgelockert und chromatinärmer, besonders an der rechten Seite des Poles, wo die Zelle eine Vakuole trägt, um die sich das Endstück der Basalmembran der Radula teilweise herumlegt. Außerdem aber reicht dies Endstück noch bis zum Kopfe von Zelle ε, die nach der bisherigen Literatur allein für die Bildung der Basalmembran beansprucht wird.

Durch dieses Bild (Taf. IV, Fig. 7) wird aber bewiesen, daß sich auch jene vorhergehende Zelle des bisher für indifferent erklärten benachbarten Epithels an der Abscheidung beteiligt. Aus einem Bilde einer Transversalserie von V. elongata ging hervor, daß die etwas abgehobene Basalmembran noch durch feine Fäden mit dem basalen Epithel zusammenhing. Das ist ein zweites beweisendes Moment für eine Beteiligung an der Bildung, wenn auch nur im Sinne einer Verstärkung und Verdickung. Es wäre ja auch ganz unnatürlich, wenn gerade dieser Zone eine kutikulare Abscheidung fehlen sollte, die alles andere Zylinderepithel besitzt! Denn ohne die Basalmembran oder Subradularmembran ist jenes Epithel kutikularlos. Es wären hier genauer die Vorgänge beim Wachstum zu untersuchen. Wäre die Basalmembran ein ausschließliches

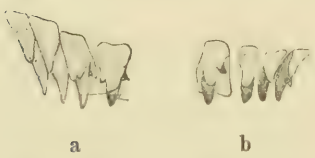
Produkt von Zelle ε, so wäre ihre leichtgewellte, horizontalgeschichtete Struktur schwer zu erklären. Nicht recht kann man Rössler (42) wie Beck (4) zustimmen, die sich mit der Erklärung lokaler Zellvermehrung für das Subradularepithel, dauernder lokaler Funktion und Zellkonstanz für die Odontoblasten begnügen. Für die Embryonalanlage und Entwicklung der Radula



a b c

Textfig. 38a, b, c. a Rachiszahn und 2 Lateralia von Vitrina pellucida (n. Wiegmann). b 2 Lateralia im Provil von Vitrina pellucida (n. Wiegmann). c. Übergangsformen von den Lateralen zu den Marginalen Vitrina pellucida (n. Wiegmann).

hätte das die Forderung zur Folge, die Ondotoblasten für absolut primär gegen die Basalepithelzellen zu erklären, da sonst die Abscheidung der Basalmembran nicht möglich wäre. Dieser Nachweis ist aber, meines Wissens, weder von jenen genannten Autoren noch von Schnabel (47) erbracht. Nach meinen eigenen Schnitten durch bereits sehr weit entwickelte Embryonen (ca. 5 Tage vor dem Ausschlüpfen) vermag ich in der Radulapapille keinen Unterschied zwischen vorderen Zylinderzellen und Odontoblasten zu erkennen, trotzdem bereits ca. 15 Zahnreihen gebildet sind. Sonach sind also die Odontoblasten dem Epithel der Mundhöhle wie den Stützepithelzellen der Subradularmembran direkt zu homologisieren, nur im Sinne steigender produktiver Differenzierung, die ihre Kerne weitet, ihren Chromatingehalt mindert. Dabei bestreite ich natürlich nicht, daß die Zahnbildung der gesamten Radula von dem genau umgrenzten Odontoblastengürtel ausgeht, denn ein Analogon einer fortlaufenden, kutikularen Abscheidung haben wir ja in der Bildungsleiste des Periostrakums. Ferner ist der Beweis Becks



a b

Textfig. 39a u. b. Andere Übergangsformen von Vitrina diaphana u. Vitrina pellucida (39a n. Wiegmann).

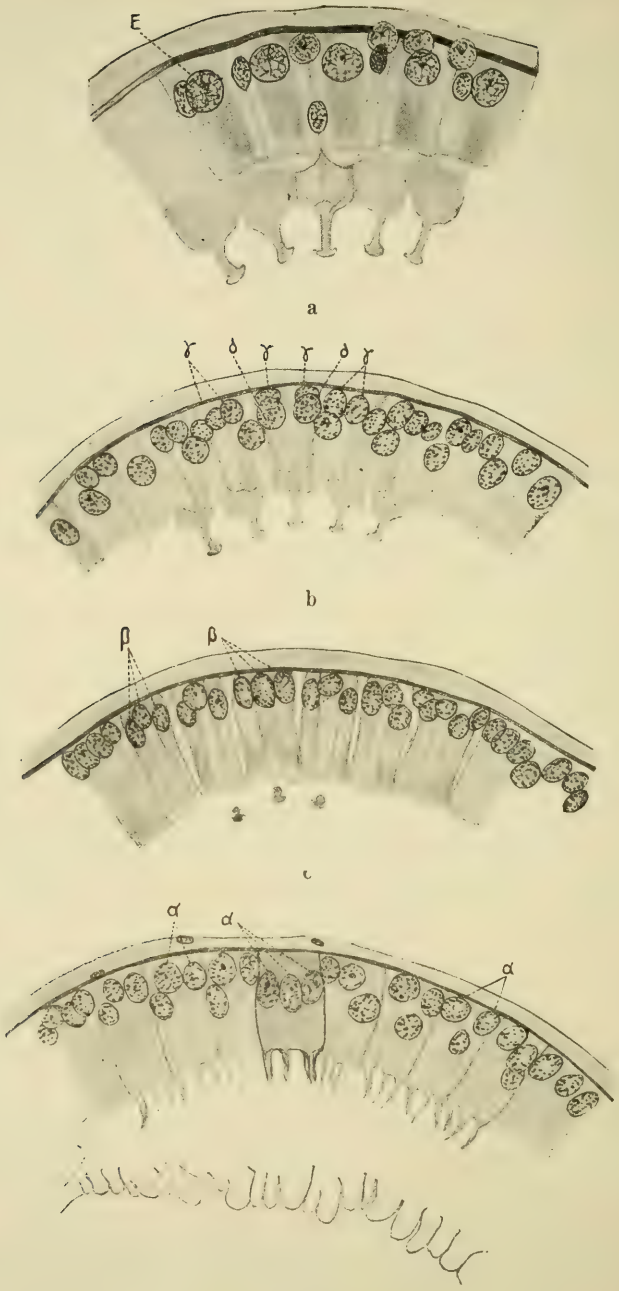
für die lebenslängliche Funktionstüchtigkeit gleicher Odontoblasten, nämlich das Vorkommen durchgehends verunstalteter Längsreihen, ziemlich zwingend, doch nicht absolut. Er könnte immerhin noch eine Vertiefung durch ein anderes Beweismoment vertragen. Becks Angaben hierzu kann ich bestätigen. Ich fand in zwei Fällen, bei V. elongata und V. Lamarkii, daß die Hauptspitze eines linken Marginalzahnes in der ganzen Längsreihe fehlte.

Zur Morphologie von α ist aus Fig. 7, Taf. IV ersichtlich, wie ihr oberer Pol sich in feine und gleichmäßig hohe Endfäden gliedert, die im optischen Bilde wie leicht gekerbt innig mit dem Endstück der Basalmembran verschmelzen. Ferner aus der gleichen Figur: Die Spitze der Basalplatte des jüngsten Zahnes reicht bis zum Pole von Zelle δ, die für die Abscheidung dieser Platte in Frage kommt. Die bedeutend schlankeren und nach vorn übergebogenen Köpfe der Zellen γ, β, α, die Bildner des eigentlichen Zahnes, sind in diesem Präparat dem jungen Zahnkörper nur genähert. Das schmalste, vorderste Köpfchen gehört einer Parallelzelle an, deren Kern im Schnitt nicht getroffen ist.

Zur Beantwortung von Punkt 1 untersuchte ich Basalschnitte durch die Papille. Eine erste günstige Gruppe erhielt ich in vier Schnitten zu 10 μ von V. brevis, ventralwärts geschnitten (Textfigur 40, *a*, *b*, *c*, *d*).

Die Bilder der einzelnen Schnitte gebe ich einzeln, um die Übersicht ihrer symmetrischen Lagerung, die für den Rachiszahn und seine zwei Nachbarn eine unleugbare ist, nicht zu verwirren. Die Schnittführung kann auch im günstigsten Falle keine wirklich horizontale Parallele im Ondotoblastengürtel haben, weil die Wände der Radulapapille gekrümmt sind. Die Schnittebenen, die die Bilder (Textfig., 40 *a*—*d*) ergeben, sind außerdem noch ziemlich steil zum Papillenverlauf zu denken, so daß wir in Bild 1 schon einen weitergebildeten und nicht mehr den jüngsten Zahn sowie die vordersten Odontoblasten, also ε, flächenhaft angeschnitten erhalten. — Im allgemeinen variiert die Zellbreite des ganzen Gürtels ziemlich stark. V. pellucida zeigte in einer Sagittalserie die schlanksten und am weitesten nach vorn übergebogenen Odontoblasten. —

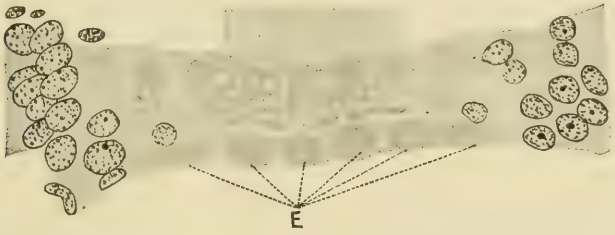
Der Schnitt 1 ist nun darum bemerkenswert, weil der Rachiszahn von zwei ε-Zellen, die durch die abnorme Größe ihrer Kerne zu erkennen sind, unterlagert ist, während die Lateralzähne deren nur eine haben. Dies Moment weist schon auf die Natur und ursprüngliche Entstehung dieses Mittelzahnes hin, nämlich auf seine Verschmelzung aus zwei Lateralzähnen. In einer anderen Serie von



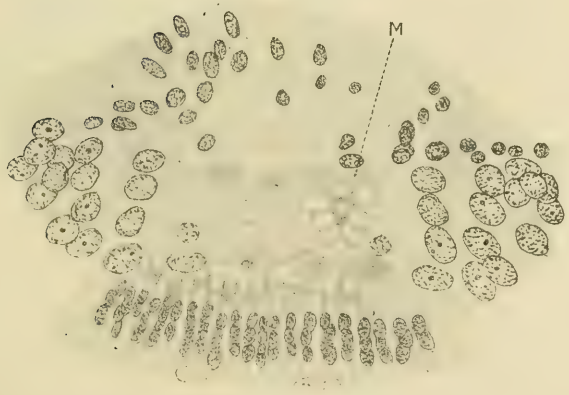
Textfig. 40a—d. Die Odontoblastengruppen des Rachiszahns und der benachbarten Lateralzähne von Vitrina brevis.

5 μ-Schnitten (V. brevis) ist dasselbe zu konstatieren (Textfig. 41). Damit widerspreche ich der Ansicht, daß allen Zähnen zwei halbe ε-Zellen, also durch jedesmalige Verschiebung um eine halbe Zellbreite, zukommen. Weitere Belege für meine Ansicht werden wir auch bei V. elongata kennen lernen. Jedesfalls gilt der Beckssche Befund nicht für die Vitrinen.

Interessant in seiner prinzipiellen Einheitlichkeit ist der Sekretionsvorgang von ε. Der Kern ist unverändert. Im Plasma



a



b

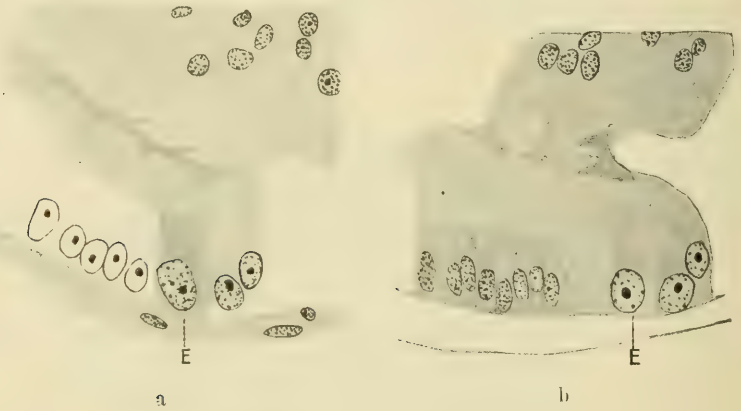
Textfig. 41 a u. b. Basalschnitte durch die gleiche Partie von Vitrina brevis (Kontrolle).

dagegen findet eine stärker getönte Verdichtung statt, die als Hof vor dem Kern polwärts liegt. Das Sekret tritt in feinen Fäden aus (Textfig. 42, ε), die zu einem Büschel vereinigt nach dem in Bildung begriffenen Teile der Basalmembran ziehen. Das jeweilig unfertige Stück der Membran überspannt als Bogen die Zelle, d. h. die Abscheidung beginnt peripher über einer Vakuole, die nachher von

innen weiter gefüllt wird. Benutzt man statt des gemischten Lichtes das Sonnenspektrum zur Durchleuchtung, so brechen jene Sekretfäden das Licht bei gelb-grün ziemlich stark und werden dadurch schärfer sichtbar.

Wir kommen wieder zu unserer ersten Frage, die bezüglich der Zellen δ, γ, β, α (nach ihrer Zahl) weiterzuführen ist. Es ist folgendes zu bedenken:

Die Durchmesser der Kerne in der Textfig. 40, *a—d* betragen ca. $5\times8\ \mu$. In einer Serie von 10 μ-Schnittdicke kann also kein Kern zweimal getroffen werden. Trage ich alle gesehenen Zellkerne ein, so muß ich notwendig die Zahl der Bildungszellen erhalten, da sich die Odontoblastenkerne leicht von denen der Schmelzzellen wie denen des Stützepithels unterscheiden lassen. Die Sicherheit verstärkt sich durch die Symmetrie der Kernlagerungen, in



Textfig. 42a u. b. Sekretion der 2. Zelle bei Vitrina elongata.

gut unterschiedenen Gruppen, die nach der Längsachse gezählt auch die charakteristische Fünfzahl ergeben. Denken wir an die erwähnte ziemlich steil von vorn oben nach hinten unten fallende Schnittrichtung — der Kopf des Tieres war beim Fixieren nach oben eingezogen worden —, so lassen sich jetzt die Zellen nicht nur zählen, sondern auch direkt bestimmen. Das zweite Bild (Textfigur 40, *b*) gibt uns zunächst Aufschluß über die Basalplatte des Rachiszahnes und der nächsten Lateralen. Wir finden nämlich im Komplex des Rachiszahnes zwei Zellen δ, für die seitlichen Nachbarn nur je einen vorgelagerten Zellkern, denn im Schnittbild unserer

Orientierung muß δ vor γ liegen. Das Kernpaar, was in Bild 2 Rachis- wie Lateralzahn gemeinsam haben, kann darum nicht δ, sondern muß γ sein.

Dieser Befund ist wichtiger für die genetische Wertung der mittleren Zahnreihe als die zwei angegebenen Zellen ε in der Mittelreihe. Er stellt für die Vitrinen eine Bestätigung zu dem noch klareren Beweis Plates bei Aneitella berghi. In Schnitt 3 sehen wir dann die β-Zellen, die in der Dreizahl vorhanden, getroffen; in Schnitt 4 schließlich die α-Zellen in gleicher Anzahl. In letzter Figur (Textfig. 40, *d*) ist zu beachten, wie der rechterseits vorgeschobene dritte Kern der Seitenzähne auf eine Beziehung zur Außenspitze zu deuten scheint, weil den symmetrischen Außenspitzen des Rachiszahnes auch symmetrisch gelagerte Kerne in derselben Figur entsprechen.

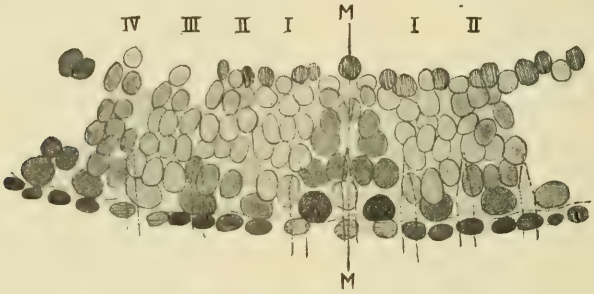
Also kommen bei V. brevis für den Rachiszahn 12, für die Lateralzähne je 10 Odontoblasten in Frage, eingerechnet die der Basalmembran.

Damit ist Punkt 1 vollständig, Punkt 2 zugleich zum größten Teile für V. brevis beantwortet.

Zur Kontrolle gebe ich noch Abbildungen von zwei 5 μ-Schnitten der Papille derselben Art, die annähernd basal, die Odontoblastenzone total fassen (Fig. 41). Sie zeigen mit großer Deutlichkeit die Zellkörper der ε-Zellen, die, als Kette verbunden (in Schnitt 1 besonders), oberhalb des Kerns in der dunklen Plasmahäufung geschnitten sind. Die Zahl ist nur für den Zellkomplex, der rechterseits (M) liegt und dem Rachiszahn anzugehören scheint, mit einiger Sicherheit festzustellen. Es spricht sowohl die Doppelzelle ε, wie die symmetrische Anordnung der δ-, γ-, β-Zellen dafür, daß wir es mit dem Rachiszahn zu tun haben. Von den δ-, γ-, β-Gruppen sind nur die oberen Hälse angeschnitten, weil diese Zellen als mittlere in der leichten Senke der Papillenkrümmung und also tiefer liegen. Die α-Zellen sind wieder höher gefaßt. Die Zählung ergibt 12 Anschnitte. Die zwei linksliegenden Komplexe sind auf ihre Zellelemente nicht sicher zu zählen. Desgleichen verwirrt sich weiter seitlich, wo die Kerne der Odontoblasten voll angeschnitten sind, das Bild vollständig wegen der gewölbten, steigenden Papillenwand. Nur ihre Fünfzahl in der Längsachse ist wieder markant. Beim Zusammenzählen gelangen wir also für M, also den Rachiszahn, zum selben Resultat wie nach den anderen Präparaten.

Am instruktivsten für die Beantwortung der ersten zwei Punkte war ein 10 μ-Schnitt aus einer Horizontalserie von V. elongata (Textfig. 43). Wieder finden wir zwei ε-Zellen für den Rachiszahn, nur je einen für die lateralen Zähne. Ich habe die zusammengehörigen Zellgruppen von ε—α in sinkender Tönung, für die einzelnen Zahnkomplexe verschiedene Helligkeitswerte gegeben. Die Zellkerne des Stützepithels wie der hinteren Schmelzzellen sind schraffiert. Abgesehen von den ε-Zellen liegen hier die Verhältnisse etwas anders. Es ergaben sich fünf δ-Zellen für den Rachiszahn, drei für die lateralen. Ferner zwei γ in der Mitte gegen drei auf den Seiten. Die β-Gruppe harmoniert. Die α-Gruppe ist für den Rachiszahn etwas unsicher, sie zeigt je drei für die Lateralia.

14 Odontoblasten bilden vermutlich mithin den Mittelzahn. 13 mit größter Wahrscheinlichkeit die Seitenzähne, ein-

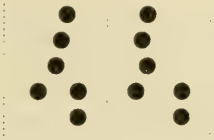


Textfig. 43. Basalschnitt durch die mittleren Odontoblasten von Vitrina elongata.

gerechnet die ε-Zellen bei E. elongata. Für die Klarstellung der Verhältnisse bei V. pellucida fehlten mir geeignete Schnitte, trotzdem mir von dieser Art die größte Zahl Serien zur Verfügung stand. Ebensowenig erhielt ich hier wie bei den anderen Arten glückliche Bilder von den Odontoblastengruppen der Marginalzähne. Ein Abnehmen der Zahl scheint aber ein logisches Postulat, wo die Rudimentation der Zähne in der peripheren Seitenzone fast bis zum völligen Schwund geht.

Ich untersuchte daraufhin die mit Alaunkarmin leicht angefärbte Radula von V. pellucida, an der das Odontoblasten- und übrige Zellpolster noch teilweise erhalten war. Hier ließen sich für die Marginalzähne bestimmte, wiederkehrende Gruppierungen erkennen. Man sah eine obere Basalzelle, darüber drei Zellen, die ein ungefähr gleichseitiges Dreieck bildeten und dann

noch zwei schief nach innen gelagerte Odontoblastenkerne. Das Bild entspricht etwa dem Schema:



Wir hätten also nur sechs erkennbare Zellen, deren es sicher in dieser Gegend noch mehr sind. Basal sind die Odontoblasten polygonal gegenseitig abgeplattet.

Die letzte Frage schließlich, ob der junge Zahn nach Verlassen der Odontoblasten in seiner Form bestimmt sei, läßt sich auch auf solchem Präparat nicht sicher entscheiden. Auf Schnittbildern scheint es, daß die Schmelzfäden des oberen Epithels schon auf dem Zahnkeim ruhen resp. sich ihm anschmiegen, während sein hinterer Teil sich noch in der Wirkungssphäre des Odontoblasten befindet. Diese Schmelzzellen zeigten denn auch eine gewisse Gruppierung in den mittleren Reihen (Textfig. 43). Es scheinen, kann ich leider wieder nur sagen, Systeme von wenigstens drei Zellen jedesmal zu sein. Für die dornförmigen Hauptspitzen der Marginalzähne bilden dagegen die Schmelzzellen auch die Form. Sie besorgen die schlanke Zuspitzung des Zahnes, denn die junge Zacke ist deutlich nicht bloß kleiner, sondern auch derber und stumpfer.

Die steigende Färbbarkeit der jungen Zähne, die außerhalb der Papille sich wieder verliert, läßt vermuten, daß die Schmelzsubstanz anders zusammengesetzt ist als das Sekret des Odontoblasten. Der Unterschied kann aber auch rein in der physikalischen Dichte des Stoffes seinen Grund haben, denn sowohl die flüssigen, aus den Zellen tretenden Sekretfäden wie die erhärteten, fertigen Zähne verweigern die Annahme von Farbe.

Zum Bau der Radulapapille im weiteren habe ich dem bekannten wenig zuzufügen. Die seitlichen Ränder sind symmetrisch etwa 240° nach innen eingerollt. Der Bindegewebspfropf, der den vorderen Raum der Papille füllt und in der Rinne ziemlich weit nach vorn wuchert, ist ja bekannt. Ebenso seine Deutung als Sperrapparat des noch nicht funktionstüchtigen Radulaabschnittes. Die gelappten wie rundlichen großen Kerne in den vakuoligen Zellen dieses vesikulären Bindegewebes, die Beck beschreibt, kann ich auch für die Vitrinen bestätigen. Die un-

regelmäßig gelappte Kernform korrespondiert ganz mit denen der Körperhaut, die unter der Schalenhaut den Eingeweidesack als Plattenepithel bedeckt.

Bei V. pellucida fand ich als sekundäre Sperreinrichtung zwei feine Bänder (bindegewebiger oder muskulöser Natur?), die am hinteren Teile der Radulaspreite beiderseits die Radulamembran für sich mit den Stützbalken verbanden (Textfig. 48). Die Lage der Speichelgänge ist die gewöhnliche am Pharynx, zu beiden Seiten des Ösophagus, ein Stück über den Buccalganglien. Innen münden sie ziemlich weit vorn, etwa auf der Mitte der freien Radulalänge, als Rinne in die Mundhöhle.

Die Speicheldrüsen.

Die Speichelgänge, die aus flimmerlosem, kubischem Endothel und einer sehr zarten Längs- und Quermuskulatur aufgebaut sind, deren äußerer Wandung häufig noch Bindegewebszellen anliegen, laufen in der bekannten Weise durch den Ganglienring (Cerebro-Pedo-Visceralring) am Ösophagus abwärts. Sie treten als Hauptkanal in die gelappten, meist miteinander verwachsenen Speicheldrüsen ein, die den Schlund hier unregelmäßig umfassen. Die Drüsen sind mattweiß bis elfenbeinfarbig getönt. Ihr Bau ist bei den Vitrinen ein Übergang der azinösen zur tubulösen Form. Das Epithel des Hauptkanals erniedrigt sich in den Nebenkanälen zum Plattenepithel. An den Köpfen dieser Nebenkanäle vermag ich keine Zilien zu sehen, die Süßwasserpulmonaten — Limnaea — zukommen, Nacktschnecken und Heliciden aber gleichfalls fehlen.

Was nun die Sekretzellen der Drüse anlangt, kann ich nicht so viel qualitativ verschiedene Typen finden wie Meisenheimer (26) für Helix pomatia angibt, nämlich fünf Formen. Pacant et Vigier unterscheiden drei Typen, nämlich: 1. Schleim; 2. Ferment, granulöses; 3. transparente Zellen. Andererseits nach der Zellstruktur auch fünf Arten, nämlich: a) punktierte, b) alveoläre, c) granulöse, d) zystische, e) muköse.

Ich halte diese Einteilung nicht gerade für sehr glücklich, denn sie bezieht sich sowohl auf Sekretions- wie Wachstumsphasen, also auf physiologisch verschiedene Elemente. Ich kann z. B. bei V. pellucida nur zwei typisch verschiedene Zellformen finden. Die ersten sind Schleimzellen von großer Ähnlichkeit des Zellinhaltes mit den einzelligen Schleimdrüsen der Körperwandung. Sie haben eine blasig-maschige, vakuolige Struktur, deren

Plasma sich mit Hämalaun intensiv bläut. In Eisenhämatoxylin tritt der Kern klarer hervor, Sekret und Plasmafärbung zurück. Der Kern ist ziemlich klein, doch ausgesprochen kugelig, hat mittleren Chromatinreichtum und runden Nukleolus. Eine Sekretionsphase oder Modifikation liegt vor, wenn das Zellinnere noch mit jenen stark färbbaren Körnern, die in kleinen Bläschen liegen, erfüllt ist und die ich bereits für die kleinen Drüsenzellen des Integuments und die Zellen der Fußdrüse beschrieb.

Der zweite Zelltypus ähnelt stark den Leydigschen Zellen. Der Kern ist viel größer, sphärisch rund mit elliptischem Nukleolus. Die junge Zelle hat ein gleichmäßig fein verteiltes Plasma. Mit fortschreitender Entwicklung lockert sich das Plasma zu einem feinmaschigen, strahligen Gerüst, es bilden sich dunklere Anlagerungen um den Kern, die ihn unregelmäßig geformt erscheinen lassen. Nicht wird aber die Kernform bei dem Prozeß angegriffen, wie es den bisherigen Beschreibungen zu entnehmen ist; stets nur der Chromatingehalt. Langsam bilden sich dann im Innern der Zelle gelbe, runde, lichtbrechende Sekrettröpfchen, die allmählich die ganze Zelle in dichter Masse erfüllen, wobei der Kern zusehends an Chromatingehalt verliert und abblaßt. V. diaphana, V. elongata und V. brevis bieten im Prinzipiellen keinerlei Unterschiede. Ich halte die erste Zellart für reine Schleimbildner, denen vor allem die Rolle zukommt, dem Sekret der zweiten Zellform, das den fermentierenden Bestandteil, das Enzym, darstellt, als Medium zu dienen.

Für Helix ist dies Ferment als echte Diastase erwiesen. Dasselbe wird wohl auch für V. pellucida zutreffen, die nach neueren Beobachtungen ein reiner Vegetarier ist.

In welcher Weise der Ersatz der Drüsenzellen erfolgt und die Resorption der alten, habe ich nicht untersucht. Es leuchtet mir aber wenig ein, daß sie aus dem Epithel der Ausfuhrgänge entstehen sollen. Viel wahrscheinlicher scheint mir der Ersatz aus den jungen Bindegewebszellen der umflechtenden Wandung, homolog den einzelligen Drüsen der Haut. Dafür spricht mit großer Deutlichkeit eine Heidenhein-Eisenhämatoxylinserie von V. pellucida, in der viele junge Zellen sichtbar sind. Sekundäre resp. gar tertiäre Ausfuhrgänge fehlen den Vitrinen in geschlossener Form überhaupt und sind nur als Bindegewebsmaschen ausgebildet.

Von den Nalepaschen sekundären Speicheldrüsen am Pharynx ist bei allen untersuchten Vitrinen nicht das Geringste zu finden.

Vielmehr verjüngen sich die Speichelgänge vor ihrem Eintritt in die Pharynxwandung etwas in ihrer Weite.

Der Ösophagus.

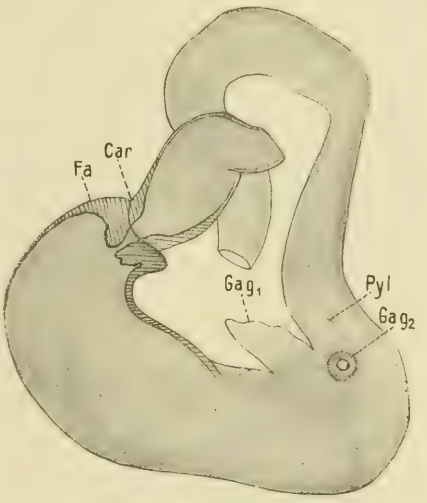
Der Schlund steigt nach seinem noch ziemlich hoch dorsalen Austritt aus dem Pharynx (Textfig. 30) mit kropfartiger Erweiterung abwärts. Der Durchtritt zwischen Cerebral- und Visceralganglien ist ziemlich enge. Es können also kaum größere Nahrungsstücke auf einmal verschlungen werden. Die Wandungen sind bei V. pellucida auffallend kräftig. Hier kann man auch zwei ausgesprochene, dorsale und vier bis fünf ventrale Längsfalten unterscheiden, die mit der Kontraktion nichts zu tun haben, sondern leistenartig ausgebildet sind. Das Zylinderepithel, das von der Gaumendachfalte bis zur Kardia Flimmern trägt, ist bei V. pellucida am höchsten. Erst im unteren Teile, wo sich der Schlund kropfartig erweitert, finden sich spärlich eingestreute Becherschleimzellen, die auch wieder nur bis zur Kardia reichen. Das Speiserohr der Gebirgsvitrinen unterscheidet sich recht erheblich hiervon.

Die Ring- und Längsmuskulatur wie die Bindegewebshülle ist bei allen vier Arten gleichmäßig schwach. Die epitheliale Wandung ist dagegen bei den letzteren drei bedeutend niedriger, ja so dünn, daß man die aufgenommene Nahrung durch die Wandung hindurchschimmern sieht.

Zweitens ist seine Länge viel geringer und er geht ohne deutliche Kardia in den Magenteil über, der sich morphologisch nur durch eine Erweiterung, sein Ende durch die Mündung der Gallengänge markiert. Der Unterschied zwischen den Arten muß biologische Gründe haben. Nach Untersuchungen Simroths scheinen die Gebirgsformen in erster Linie sich von niederen Kryptogamen — also kutikularlosen Pflanzen — oder vermodernden Pflanzenresten zu nähren. Gelegentlich sind sie auch karnivor. V. pellucida bevorzugt nach meinen Beobachtungen an Gefangenen dagegen grüne Phanerogamen, so Löwenzahn, Lattig, wilde Möhre, Salat. V. pellucida besitzt darum, wie wir noch weiter bestätigt finden, ein kräftigeres Verdauungssystem.

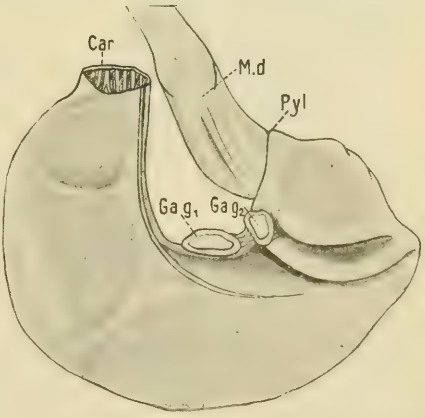
Mit dem Eintritt des Speiserohres, dessen zwei dorsale Leisten sich hier wieder kräftig erhöhen, in den Magen, verlieren sich das Flimmerepithel und die Schleimbecherzellen vollständig. Dagegen verstärkt sich die Cuticula der Epithelzellen im Magen und seine Muskulatur vermehrt sich zu dichteren Bündeln.

Die Kardia, die durch ihre Einstülpung und sechs hohe Falten, von denen zwei in Textfig. 44 markiert sind, bei V. pellucida allein deutlich ausgebildet ist, ist auch nur bei dieser Form von einem kräftigen Muskelband umspannt, das sich über die übrige Ringmuskulatur heraushebt. Diese Kardiaeinstülpung fand ich in der Literatur nicht erwähnt. An einem anderen Tier war der Pylorus eingestülpt und die Kardia gestreckt (Textfig. 45), also das umgekehrte Verhalten. An andern sezierten wie geschnittenen Tieren fehlten beide Einstülpungen. Aus diesem Grunde halte ich jene Verhältnisse für Kontraktionsphasen der Verdauungsmechanik.



Textfig. 44. Magen von Vitrina pellucida 40mal vergr.

Die Magenwandungen selbst bieten im Totalpräparat ein reichverzweigtes Netzwerk, was nicht durch Faltung, sondern durch das wechselnd hohe und niedrige Zylinderepithel bedingt ist. Dies Leistensystem liegt quer zur Längsachse. Dadurch wird verständlich, wie ein gediegeneres Durcharbeiten der Nahrungsmassen ermöglicht wird, weil sie durch die Querleisten zwischen den Magenwänden festgehalten werden. Das Coecum, in das die (Leberostia) Gallengänge sich öffnen — der der linken Leber in der inneren Coecumbiegung, der der rechten auf der Außenseite des Blindsackes —, ist wenig entwickelt und eigentlich nur durch eine gefaltete Ecke und den scharf übergebogenen Pylorus geschaffen. Nach dem bis auf

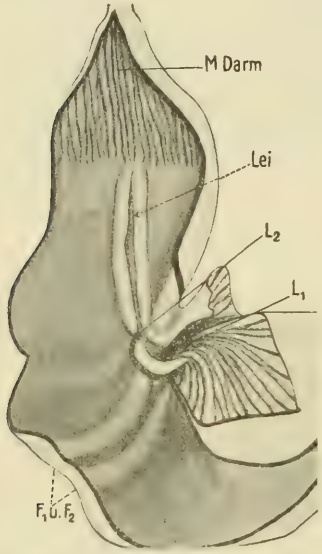


Textfig. 45. Magen von Vitrina pellucida in anderem Stadium.

die Speichelfermentierung bisher mechanischen Verarbeitungsprozeß der Nahrung, wird sie zur weiteren chemischen Spaltung von dem Lebersekret durchsetzt.

Die linke Leber setzt sich bekanntlich aus drei Lappen zusammen. Die Lage dieser Lappen zu den anderen Organen variiert nur sehr wenig bei den einzelnen Arten.

Der vorderste schmiegt sich an die hintere Nierenbasis und andererseits an den letzten Bogen des Mitteldarmes. Rechts vorn stößt er an die Eiweißdrüse, die auf der Höhe ihrer Entwicklung den genannten Darmteil vollkommen umlagert. Der zweite Lappen ist länger und schmäler. Er legt sich zwischen den verkehrt S-förmig gebogenen Mitteldarmschenkel. Der dritte, hinterste und größte liegt nach rechts unten an dem austretenden Darm, mit seinem vorderen Teil auf dem Magen selbst (Textfig. 10). Die einzelnen Lappen der rechten Leberdrüse lassen sich schwer isolieren. Sie sitzt als kompakte Masse, die einen Ausguß der letzten 2—1½ Windungen darstellt, direkt dem Coecum auf.

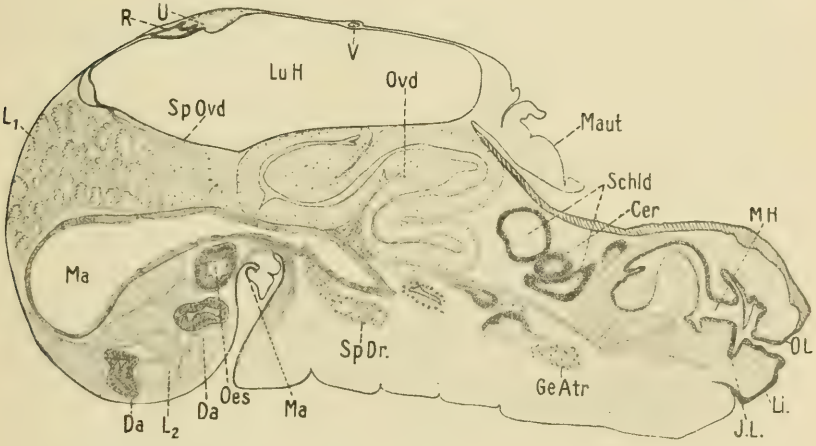


Textfig. 46. Zökum von Vitrina pellucida.

Die innere Skulptur des Coecums weicht in ihrem Bau von Helix ab, wenn auch prinzipiell das Gleiche erreicht wird (Textfig. 46).

Zunächst verhindern zwei darmwärts gelegene tiefe Falten des dorsalwärts übergebogenen Blindsackes ein Hineingleiten der Nahrungsstoffe in den Darm (F_1 u. F_2). Der Zugang zur ersten Leber wird durch deren weiten Gallengang, der mit wohlentwickelten Faltenzügen bedeckt ist, erleichtert. Eine bogenförmige, hohe Leiste (W) verhindert dabei ein Ausweichen der verdauten Massen nach der freien Seite. Was trotzdem an Verdauungsstoffen übertritt, wird zum rechten Lebergang geführt. Eine ungeheuer starke Flimmerbedeckung, die an der Grenze zwischen Lebergang und Leber zu allseitig flimmernden Kolben durch die erhöhten, vorgewölbten Leisten wird, unterstützt die Bewegung des Säftestroms.

Ist die Lösung und Resorption durch die Leber beendet, so streckt sich der Pylorus, der vorher vermutlich eingestülpt war (Textfig. 50) und die Stoffe werden durch zwei mächtige Längsleisten (*LL*), von denen die eine am Ostium der großen Leber, die andere an dem der rechten Leber ansetzt, nach dem Mitteldarm geführt. Dort laufen sie jäh aus. Hier beginnt der Mitteldarm mit einem feineren, häufig ineinander überfließenden Längsfaltensystem nach dem Prinzip der vergrößerten Oberfläche (Textfig. 46). Das Relief des Coecums wie Mitteldarmkopfes bei V. pellucida ist also von dem bei Helix, nach Biedermann und Moritz, wie bei Buliminus nach Beck ziemlich wesentlich verschieden.



Textfig. 47. Allgemeiner Sagittalschnitt durch Vitrina pellucida.

Bedeutend einfacher ist dieser eben beschriebene Teil des Darmtrakts bei den drei Gebirgsvitrinen. Der Schlund ist sehr kurz; die Kardia, die sich hin und wieder durch schwache Stülpung oder Einschnürung kenntlich macht (V. brevis), liegt gleich hinter dem Nervenring. Der Magen ist nur langgestreckt schlauchförmig und gliedert nicht annähernd morphologisch so stark sich ab wie bei V. pellucida, bei der er auch eine halbe Windung auf der oberen Außenseite, durch die Schale schon sichtbar, einnimmt.

Das Flimmerepithel des Schlundes setzt sich bei V. elongata bis in den Magen hinein fort. Die becherförmigen Schleimzellen fehlen ganz. V. brevis hat normales Wimperepithel bis zur Kardia,

außerdem aber mehr eingesprengte Schleimzellen als V. pellucida. Im Ösophagus der beiden V. diaphana vermag ich eine Bewimperung mit Sicherheit überhaupt nicht festzustellen, trotzdem an anderen Stellen das Wimperepithel gut erhalten ist, die Fixierung also nicht in Betracht kommt. Ebenso sind alle anderen Teile bis zum Anfang des Darmes ohne Wimperepithel und alle Schleimzellen.

Die drei Lappen der linken Leber sind auch bei den Gebirgsformen in entsprechender Lage vorhanden; ihre Größe tritt aber im Verhältnis zum Körpervolumen etwas zurück. Von einer direkten Größenreduktion, vermutlich durch die Schalenrückbildung mitbedingt, die zuerst den Spindelkomplex verkleinert, wird die rechte Leber getroffen. Bei V. pellucida füllt sie in mächtiger Entwicklung noch die letzten zwei Windungen, und die Zwitterdrüse des geschlechtsreifen Tieres verschwindet vollkommen in ihrer Masse. Bei V. elongata und V. brevis aber überwiegt die reife Genitaldrüse vollkommen diesen Leberteil. Die Eiweißdrüse beeinträchtigt sekundär die linke Leber, besonders bei V. diaphana. Die Färbung der Leber variiert von dunklem Schwefelgelb und Hellocker bis zum reinen, dunklen, kräftigen Braun. Vermutlich je nach dem Verdauungszustand, denn die Farbendifferenzen treten bei derselben Art auf. Die Innenwände der Gallengänge tragen ein kräftiges Wimperepithel, das sich in einem Falle bei V. brevis auch auf einige sekretorische Leberzellen fortsetzte, wo es sonst durchweg fehlt. Die Plasmastruktur der Magenwand- und Gallengangszellen ähnelt sich bis auf die Flimmern sehr. Die hohen Zylinderzellen buchten sich in Wülsten vor, das plasmatische Zellgerüst ist feinmaschig-wabig, der Kern langgestreckt oder elliptisch und im Fuße der Zelle, doch nicht hart basal gelagert.

Der histologische Bau der Leberteile stimmt mit Helix im großen und ganzen überein. Unter dem Plattenepithel der Körperhaut, das hier die eigentümlich unregelmäßig gelappten großen Kerne besitzt, folgt eine feine Muskelschicht — Rest des Hautmuskelschlauches —, deren Fasern man nur hin und wieder erblickt, so daß sie an vielen Stellen ganz zu fehlen scheint. Das Muskelnetz ist also sehr weitmaschig gespannt. Darunter folgt eine Bindegewebshaut, die als strukturlose Membran die Tubuli umhüllt. In ihr fand ich im Gebiet der rechten Leber große Mengen einer fettähnlichen, wasserklaren Flüssigkeit abgelagert ohne Beziehung zu Zellen. Sie hielten sich scheinbar nur durch Adhäsion

in Form großer und kleinerer flacher Tropfen. Erst dann kommt die eigentliche Tunica propria (intima?), die als bindegewebige Schicht mit zahlreichen Kernen sich in jede Tubulusfalte mit einsenkt.

Der Bau der Tubuli im ganzen ist bei V. diaphana (Lauchagrund) auffallend locker, das sekretorische Drüsenepithel sehr niedrig. Die einzelnen Lumina sind dadurch bedeutend weiter als bei den anderen Arten, die innere Oberfläche ist dementsprechend geringer.

Ich finde nun nie in den Tubuli, entgegen der Darstellung Meisenheimers für Helix pomatia, den Mageninhalt mit den gröberen Restkörpern der Nahrung, sondern immer nur einen ziemlich feingranulierten Verdauungssaft.

Ein Hin- und Herüberpressen der gesamten Massen zwischen Magen und Leber, wie Meisenheimer beschreibt, findet also, wenigstens bei den Vitrinen, nicht entfernt in dem Grade statt. Was zur Leber und in sie hinein wandert, ist ein Flüssigkeitsstrom mit gleichmäßig kleinen, darin suspendierten Teilchen. Alle gröberen Stoffe, Membranreste u. dgl. bleiben im Magen liegen.

Die drei Zellarten Barfurths (3) lassen sich bei allen Arten leicht feststellen. Seine Untersuchungen sind bekanntlich von Biedermann, Moritz u. a. erweitert. Danach hat die Leber folgende Funktionen:

1. Verdauung durch die Fermentzellen (Barfurth) = Sekretzellen (Biedermann). Sekret: peptisch + tryptisch.
2. Exkretion und Resorption durch die Leberzellen (Barfurth) = Resorptionszellen (Moritz).
3. Sekundäre Sekretion und Speicherung durch die Kalkzellen.

Die als echte Fermentzellen (1.) geltenden Zellformen haben eine mittelbreite Basis. Der Kern ist ziemlich klein und im wandständigen Plasma oft auf die Seite gerückt. Im übrigen Zellraum spannt sich eine größere oder kleinere Vakuole — ich beobachtete nur eine —, in deren Lumen morulaförmig verschmolzene reingelbe Körper liegen, die das Licht ziemlich stark brechen. Die lebensfrischen Fermentzellen bieten dasselbe Bild. In großer, fast kreisrunder Vakuole lagert das Ferment in Traubenform. Ob gelöst als zähe Tröpfchen oder fest, ist so nicht zu entscheiden Nach Barfurth sind sie der Zahl nach am seltensten. Ich habe

keine Zählung darüber angestellt, sie bei manchen Tieren in vielen Tubuli aber auffällig reich vertreten gesehen.

Die zweite Form, die Leberzellen = Exkretzellen Barfurths sind in der Meistzahl vorhanden. Sie sitzen auf schmalem Stiel und ragen mit verbreitertem Pole in den Tubulus. Ihr Kern ist klein und liegt basal. Das Plasma ist von feinen, braunen Körperchen durchsetzt, die nach Barfurth das Exkret darstellen und in den Darm abgegeben werden. Bei V. brevis sehe ich, wie sich die braunen Körner in einer basalen, kleinen Vakuole sammeln und erst danach zum keulenförmigen Pol transportiert werden. Vermutlich meint Beck, wenn er von Bläschen spricht, diese Vakuole. Von einem Resorptionsvorgang (Moritz) weiß ich nichts zu finden. Im lebensfrischen Präparat erscheinen Leberzellen, sobald sie frei isoliert sind, kreisrund mit zentraler Vakuole und peripher verteiltem, granulierten Plasma. Der Vakuoleninhalt besteht aus schmutziggelben Konkrementen. Der Kern ist sichtbar und kugelig-sphärisch.

Nun haben freilich diese schmutziggelben Kügelchen, die mit den Fermenttropfen nicht zu verwechseln sind, eine so geringe Ähnlichkeit mit den braunen Krümchen, die der Schnitt wie der Ausstrich in den Leberzellen zeigt, daß wir sie eventuell als resorbierte Nahrung betrachten könnten! Die Kalkzellen fallen nach Größe wie Struktur eigentlich zuerst in die Augen. Sie haben eine breite, lange Basis und sitzen in dreieckiger Form häufig in den Ecken der Tubuli. Der Kern ist sehr groß und chromatinreich gegen den der anderen. Desgleichen der Nukleolus, der auch den anderen nicht fehlt. Der Kalk wird nach Barfurth als Phosphat abgeschieden. Der Prozeß der Abscheidung hat große Ähnlichkeit mit der des Ferments in den Speicheldrüsen. An den Kern lagern sich Plasmastränge, zwischen denen die Bläschen auftreten. Man sieht Tröpfchen grünlich bis gelblich, andere reinweiß und durchsichtig. Das Licht wird nicht stark gebrochen.

Nun fand ich bei Meisenheimer die Angabe, daß auch die Kalkzellen als Speicherer und zwar für Fette erkannt worden sind. Di- und Trikalziumphosphat lösen sich leicht in verdünnten Säuren. Auf ganz feinen Zupfpräparaten erfolgte nach Zusatz von Salz- oder Essigsäure nur teilweise Auflösung. Die gelblichen Bläschen zeigten sich in den Kaltzellen resistent bis zum Eintrocknen des Präparates, während ein Teil gelöst wurde. Dasselbe war in schwächerer Form bei den Serien zu beobachten, wo das Material mit Zusatz von Essigsäure normal 2:100 fixiert

war. Daraus schließe ich, daß auch die Kalkzellen, vielleicht nur temporär und quantitativ in zweiter Linie, als Resorptionszellen zu betrachten sind!

Mittel- und Enddarm.

Der Verlauf des Darmes ist bei allen Arten topographisch ziemlich einheitlich.

Er geht zunächst nach dem Auslaufen der beiden beschriebenen hohen Leisten, hinter denen er sich halsartig einschnürt (Fig. 45 u. 46), unter dem Schlund, danach unter dem Aortenstamm hinweg nach links, steigt aufwärts bis zur Nierenbasis und wendet sich von hier in der verkehrt S-förmigen Schleife rückwärts. Darauf tritt er wieder tiefer in den Körper ein, berührt sich fast mit der zweiten Darmschlinge und durchläuft von hier in ziemlich gerader Richtung nach rechts vorn zuerst die Eiweißdrüse, die ihn meist vollkommen umwächst, weiter eng parallel dem sekundären Ureter die rechte Grenze der Atemhöhle, wo er kurz über dem Spirakulum und etwas tiefer als die Harnpapille, vom Nierenporus nur durch eine niedrige Falte geschieden sich öffnet. Die drei Semilimaces holen die S-Schleife nach oben wie nach unten nicht so weit aus wie V. pellucida. Ihr Darm ist also ein gutes Stück kürzer.

Vom histologischen Bau des Mitteldarmes habe ich einen Punkt zu diskutieren. Meisenheimer wie Beck, betrachten den Darm physiologisch nur noch als ableitendes Rohr, nicht als noch irgendwie resorbierende Fläche. Ja, Meisenheimer betont ausdrücklich, daß dem Darm eine resorbierende Tätigkeit vollkommen abgehe. Meisenheimer stützt seine Angabe vermutlich auf einen zweiten Autor, der hierfür haftbar zu machen ist.

Im Pulmonatenbande Simroths von 1912 wird den Darmepithelzellen nach Gartenauer, Rina Monti und Yung Fett- wie Glykogenresorption zugeschrieben.

Das trifft auch für die Vitrinen zu. Der vordere Teil des Mitteldarmes, von der Stelle an, wo die aus dem Coecum ableitenden zwei Leisten auslaufen (Taf. IV, Fig. 8), ist voller Resorptionszellen, während die Flimmerzellen und vor allem die Schleimzellen, die Beck als allein das Darmepithel konstituierende Element angibt und zeichnet, zurücktreten (Taf. IV, Fig. 10). Diese Resorptionszellen (*Rz*) sind große, oft sackförmige, kolbige Zellen mit großem, runden, chromatinreichen Kern, ähnlich den Kalkzellen der Leber. Oberhalb des Kerns ist der ganze Zellraum von kleinen,

schwachgelblichen Kugeln oder Tröpfchen angefüllt. Die flaschenförmigen Schleimzellen dazwischen, die ihr Sekret büschelstrahlig ins Darmlumen abgeben, sind dagegen so intensiv schwarzblau mit Hämatoxylin gefärbt, daß eine Verwechslung sich ausschließt. Die Resorptionszellen brauchen nicht auf der ganzen Strecke, die sie besetzen, in voller Resorptionsphase zu sein, wie Fig. 8 auf Taf. IV beweist, die von demselben Tier wie Fig. 9a stammt. In beiden Fällen aber unterscheiden sich die Zellen, denen ich Resorption zuschreibe (*Rz*), deutlich von den gewöhnlichen Darmzellen (Fig. 9b).

Die beschriebenen Zellen müssen also wohl als resorbierende Elemente gedeutet werden! Zwischen die großen Zylinderzellen schieben sich durchgehends schmale Stützzellen (Taf. IV, Fig. 8, *Stz*). Die Cuticula ist besonders im ableitenden Darmrohr sehr kräftig entwickelt und trägt überall Flimmern. Im letzten Drittel des Mitteldarmes und des Rektums fehlen sie ganz. In dem letzten Mitteldarmteil finden sich die gestielten, fächerförmigen Flimmerzellen und die Schleimzellen, die Beck auf Taf. IX, Fig. 24 abbildet. Das Rektum (gerechnet vom Eintritt in die Lungenhöhle) hat eine stärkere zirkuläre wie longitudinale Muskulatur, die es meist sternförmig zusammenfaltet. Außerdem einen weit größeren Reichtum an Schleimzellen, deren basale Kolben sich meist in das umgebende Bindegewebe verlagern, weil das eigentliche Epithel gegen das des Mitteldarmes erniedrigt ist. Die Schleimzellen entsprechen histologisch den einzelligen Schleimdrüsen der Haut. Von den vielzelligen Drüsenschläuchen Gartenauers finde ich bei den Vitrinen keine Spur.

Als Allgemeinresultat konstatieren wir also: die Gebirgsformen besitzen das Zonitidengebiß mit pfriemenförmigen Marginalzähnen, das nach Simroth auf eine räuberische Lebensweise deutet.

Das gesamte Darmsystem vom Schlund bis zum Rektum ist schwächer ausgebildet als bei V. pellucida, die rein herbivor zu sein scheint.

V. diaphana (Lauchagrund) stellt hierin unter den Gebirgsvitrinen das Minimum dar.

Ein Coecum am Ende des Mitteldarmes, das bei Limax vorhanden ist, fehlt den Vitrinen ganz.

Man geht vielleicht nicht fehl, wenn man den Unterschied, den wir zwischen V. pellucida und den Semilimaces fanden, auf die Nährstoffe zurückführt. Die erste Art frißt vor allem grüne Phanerogamen, die anderen Arten niedere Kryptogamen mit teil-

weiser Bevorzugung von Fleischnahrung (Insekten, Würmer usw.), wie eine größere Tabelle von Simroth (62) und meine eigenen Erfahrungen gelegentlich beweisen.

VIII. Das nervöse System.

1. Die Ganglien und peripheren Nerven.

Die geringe Zahl der untersuchten Arten, deren Auswahl nicht nach systematischen Gesichtspunkten erfolgen konnte, sondern sich eben rein siedlungsgeographisch auf die einheimischen Formen erstreckt, bietet bei den teils recht geringen oder feinen Unterschieden des Nervensystems keine festen Angelpunkte für eine wirkungsvolle Vergleichung.

Etwas speziellere Angaben über die Ganglien und teilweise periphere Nerven finde ich in Wiegmanns Notizen (71). Sie sind jedoch durchgehends lückenhaft und bedürfen der Korrektur wie Ergänzung.

Das periphere System wie die Morphologie der Ganglien stellte ich hauptsächlich durch dorsale und ventrale Sektion fest. Gerade die letzte, wenig geübte Methode, bei der ich durch einen langen Medianschnitt längs der Sohle die sekundäre Leibeshöhle öffnete, bot eine wichtige Ergänzung zur ersteren.

Die Ganglien sind in der für die Pulmonaten typischen Zahl vorhanden:

2 Cerebralia,
2 Buccalia,
2 Pedalia,
2 Parietalia,
1 Abdominalia,
2 Pleuralia.

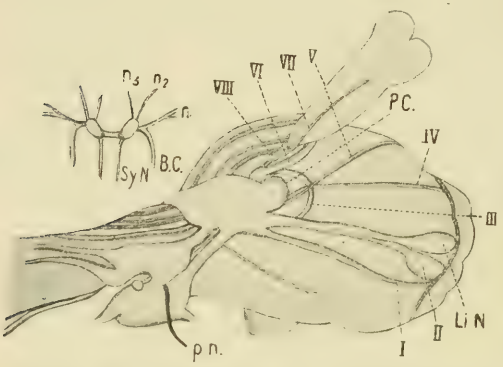
Die letzten fünf verschmelzen in der Regel so weit, daß nur noch aus dem Ursprung der Nervenstämme auf den Charakter des Ganglions geschlossen werden kann.

Die Zerebralganglien sind durch eine kurze Kommissur verbunden, die relativ stärker ist als bei Helix, ohne dabei länger zu sein. Am kürzesten ist sie bei V. pellucida (Textfig. 10), wo die Ganglien, von oben gesehen, als dreieckig-herzförmige Lappen mit der leicht ausgezogenen inneren Ecke unmittelbar aneinander stoßen. Der Querschnitt stellt ein dreiseitiges Prisma dar.

Eine Gliederung, analog Helix, in Proto-, Meso- und Metacerebrum ist äußerlich morphologisch kaum zu machen, denn der dem Protocerebrum entsprechende Teil liegt als halbkugelige, nervenfreie Region der Hauptmasse seitlich angegliedert (Textfig. 48*PC*). Meso- und Metacerebrum bilden eine morphologische, wie auch funktionelle Einheit.

Von diesen Ganglien gehen jederseits nur neun Nerven ab, von denen acht rein sensorische Funktionen haben.

1. Entspringt von der Unterseite der Vorderregion, weit nach außen, ein sehr kräftiger Nerv (Nerv. labialis externus, Textfig. 48*I*). Er zieht als äußerster und tiefster nach vorn zu den Lippen, wo er vor allem die zwei großen inneren Lippen innerviert und sich noch nach oben im Bogen geweihartig verzweigt.



Textfig. 48. Kopfnerven von Vitrina pellucida.

2. Dicht über ihm geht der Nerv des kleinen Fühlers und des Mundlappens ab. Er gabelt sich auf ca. fünf Sechsel seiner Länge in zwei ziemlich gleichstarke Äste, deren Einzeldurchmesser hinter dem gemeinsamen Stamm nicht zurücksteht. Beide Nervenäste verdicken sich schnell zu den entsprechenden Ganglien des kleinen Fühlers und des Mundlappens (Sempersches Organ!); die Anschwellung zum Ganglion erfolgt bei letzterem von kleineren zu größeren Knoten. Der Kopfteil ist birnenförmig (II).

An dritter Stelle nach oben entspringt ziemlich tief auf der Unterseite des Ganglions das Zerebro-Buccalkonnektiv (III).

Als 3. Nerven finden wir den schwächeren N. labialis internus (IV), der einmal die obere und vordere Fläche der Kopfhaut, wie etwas zurückgelegene Teile der segmentierten Oberlippe versorgt, wo er als 2. Nerv die zum Sempersehen Organ zu zählenden Ganglienknoten bildet.

Der 4. Nerv ist der N. peritentacularis externus (V), der sich zunächst an den Seitenwänden der Kopfhaut, der Hauptast an der Basis der Fühlerscheide verzweigt.

Hierauf folgt am Ganglion jene halbkugelig vorgewölbte sensorische Region, das Protocerebrum bei Helix, von der keine Nerven ausgehen und das sich histologisch streng von der übrigen Ganglienmasse unterscheidet. Es ist das der seitliche akzessorische Lappen von Pelseneer, der Sinneslappen von Böhmisch. Dieser Teil besteht nämlich ausschließlich aus einer Häufung der kleinen Nervenzellen, deren runder Kern nur von verschwindenden Plasmaresten umlagert ist und die wir überall in den aufgeteilten Ganglien der Fühler und anderorts wiederfinden. Es sind die petites cellules à noyau sphérique (sans nucléole!) von Nabias (30). Sie zeigen eine scheinbar gesetzmäßige radiäre Anordnung, die nach dem kleinen, inneren Markhof, der Halbkugel, die aus der „Substance pontuée" besteht, konvergieren.

Hart an der Basis dieses Protocerebrums nach innen entspringt der 5. und 6. Nerv. Der 5. ist der Tastnerv des großen Fühlers, dessen Stärke aber hinter Nerv 2 zurücksteht. Meisenheimer bezeichnet ihn als N. „olfactorius". Der 6. ist der zarte N. opticus. Beide Nerven sind bis zum Eintritt in die Muskelscheide des Fühlers in eine Bindegewebsscheide eingeschlossen; die Trennung erfolgt erst innerhalb der Muskelscheide des Fühlerretraktors. Dagegen ist zu betonen, daß seine nervösen Fasern (Fibrillen) rückwärts, bis zum Austritt aus dem Ganglion selbstständig sind, wie man auf Querschnitten deutlich verfolgen kann. Durch Sektion sind sie schwer zu isolieren. Er ist also als selbstständiger Nerv aufzufassen und nicht, wie es bei Helix pom. der Fall zu sein scheint, als Seitensprößling des großen Tastnerven. Simroth sagt in (53) 1912 auf p. 207 hierzu allgemein für die Pulmonaten: „Augennerv, wie es scheint, überall gesondert."

Der 7. Nerv ist der N. peritentacularis internus, der an der Muskelscheide des Fühlers hochsteigt und dessen oberen Teil peripher versorgt (VIII).

Als 8. Nerv ist wieder ein echter Sinnesnerv, der D. acusticus zu nennen; bekanntlich der feinste, selbständige Nerv überhaupt. Es gelang mir in einem Falle, die Ganglien so freizulegen und zu beleuchten, daß er bei 40facher Vergrößerung unter dem binokulären Präpariermikroskop deutlich sichtbar war. Er verschwand nach dem Austritt aus der Othocyste zunächst unter der breiten Verschmelzung des kurzen Pedo-Viszeralkonnektivs, tauchte sodann zwischen Zerebro-Viszeral- und Zerebro-Pedalkonnektiven wieder auf, lief zwischen ihnen empor und verschwand aufs neue unter dem hinteren Teil der Zerebrale. Nach Lagaze-Duthiers Unter-

suchungen (19) hat er bekanntlich seinen Ursprung ziemlich tief unten auf der Ventralseite des Zerebrale.

Der 9. Nerv ist mit größter Wahrscheinlichkeit rein motorisch. Er ist der kürzeste Nerv der Zerebralganglien und läuft vom hinteren Teil des Zerebrale zum Pharynxretraktorband jeder Seite. Er wurde von Plate (35) bei Daudebardia rufa zuerst entdeckt von Beck bei Buliminus, von mir bei allen untersuchten Vitrinen gleichfalls aufgefunden. Nur bei V. pellucida inseriert er sich viel weiter vorn als bei den anderen Arten, nämlich da, wo die beiden Pharynxbänder mit der Muskularis des Hypopharynx verschmelzen. Seine einzig verständliche Funktion, auf Reiz der Sinnesorgane eine entsprechende Bewegungsreaktion des Kopfes zu veranlassen, ist sicherlich auch hier die gleiche.

Wiegmann gibt acht Nervenpaare an, die er aber nicht näher beschreibt. Er erwähnt nicht den N. acusticus und ebensowenig den Retraktorennerv, den er wahrscheinlich nicht gekannt hat. Wohl aber hat er bereits genau die Selbständigkeit des Opticus und die Beziehung zwischen Nerv des kleinen Fühlers und Lippententakels, als Äste eines Stammes, erkannt.

Aus der Zahl ergibt sich, daß er einen Nerven mehr gesehen hat, als ich. Er gibt ihn als sehr feinen Nerven, der das arterielle Fühlergefäß begleitet, an. Ich habe ihn aber weder bei Sektionen gefunden, noch läßt er sich in den Schnitten nachweisen.

Aus diesem letzteren Grunde muß sich Wiegmann wohl geirrt haben, zumal die Bindegewebsketten, die den Kopf durchziehen, leicht für feine Nerven genommen werden können.

Die Zerebro-Buccalkonnektive sind ziemlich lang, um der Bewegung des Schlundes und Kopfes folgen zu können. Die Buccalkommissur aber ist so kurz, daß die Ganglien völlig unter dem Schlundrohr verschwinden.

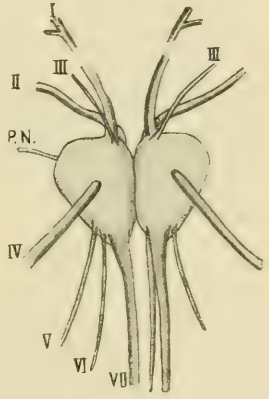
Die Entwicklung des Buccalnerven als sympathisches System wie bei den Heliciden ist bei den Vitrinen nach dieser Richtung noch sehr primitiv. Ich kann unter allen Nerven nur einen jederseits feststellen, der am Ösophagus abwärts zu den Speicheldrüsen läuft, doch zuvor noch einen Ast an die Zungenscheide abgibt. Die Bedeutung der Buccalia als sympathische Ganglien scheint (Textfig. 48) mir eine sekundäre Erwerbung zu sein. Ursprünglich und wie bei den Prosobranchiern noch heute, gehörten die Speicheldrüsen zum engeren Pharyngealsystem. Erst die tiefere Verlagerung der Speicheldrüsen nach abwärts muß auch das Gebiet der zugehörigen Nerven erweitert

haben, die im Laufe dieser Entwicklung sich bis auf Magen und Darm erstreckten.

Die Buccalganglien von V. pellucida haben nierenförmige Gestalt. Wiegmann gibt sechs Nerven jederseits an, davon einen allerdings als ungewiß. Ich vermag am tadellos erhaltenen Schlundkopf wie im Schnitt nur vier zu entdecken, spätere Gablung freilich ungerechnet (Textfig. 48).

So entspringt zunächst rein lateral nach außen in einem Stamm mit dem Zerebro-Buccalkonnektiv je ein Nerv, der sich bald gabelt und in die Seiten des Pharynx eindringt. Nach innen gehen jederseits noch zwei Nerven dicht nebeneinander ab; der innerste gabelt sich wieder bald. Der erstere innerviert die obere Pharynxmuskulatur, der zweite das nervenreiche Gaumendach (Textfig. 25). Der 4. Nerv ist der zuerst genannte Sympathicus.

Von den vorderen Unterseiten der Zerebralen — im Querschnitt gesehen, sind es die unteren ausgezogenen Ecken des dreiseitigen Prismas jederseits — gehen die ziemlich langen Zerebro-Pedalkonnektive zu den Fußganglien. Diese Ganglien liegen, eng aneinandergepreßt als zwei spiegelbildlich gleiche, eiförmige Körper unterhalb von Schlund und Aorta anterior. Äußerlich sieht man keine Verbindung. Auf Schnitten lassen sich zwei Querkommissuren eine vordere und eine hintere feststellen. Jedes der Ganglien entsendet sieben paarige, symmetrisch entspringende Nerven, drei von der Vorder-, vier aus der Hinterregion, alle ventral von der unteren Hälfte (Textfig. 49).



Textfig. 49. Pedalganglien und Nerven derselben Art.

Der stärkste der drei vorderen strahlt, bald doppelt, dann weiter dendritisch verästelt, in die vorderste Fußzone, wo er sich in zahlreiche Ganglienknötchen aufteilt, analog den Lippennerven. So zählte ich im Vorderrand der Sohle von V. elongata ca. 160 Ganglienknötchen. Dieser 1. Nerv ist in erster Linie als Sinnesnerv, der von ihm innervierte Fußteil als ein bevorzugtes Sinneswerkzeug im Dienste des Tastsinnes aufzufassen. Bemerkungen, die bereits von Plate gemacht, von Simroth auf p. 207 seines Pulmonatenbandes wiederholt und betont werden.

Der 2. Nerv entspringt etwas über dem ersten, biegt aber später seitwärts ab, so daß seine Endigungen hinter der Zone des ersten liegen. Er gibt 2—3 Äste in die Wandungen des Halses (II).

Der 3., schwächere Nerv ist ausschließlich ein Halsnerv, der rechterseits vornehmlich die Genitalöffnung versorgt (III).

Ziemlich von der Mitte der Ganglien steigt ein kurzer, sehr kräftiger Nerv in den Fuß, der sich vor allem längs der nervösen Fußsaumrinne verbreitet (IV).

Wieder flacher nach hinten ziehen zwei schwächere Nerven. Sie geben reiche, feinere Seitenäste in die Körperwand ab, so daß man beim Öffnen von der Sohle aus bis sieben Nervenstränge jederseits zählen kann, die in das Gebiet dieser beiden Nerven fallen (V, VI). Ganz zu innerst entspringt am spitzen hinteren Pole des Ganglion der große Schwanznerv (VII), der stärkste Nerv des Pedale. Er gibt bald einen ersten, danach einen zweiten kräftigen Ast ab, die sich augenscheinlich einseitig dichotom nach unten weiter verzweigen.

Erwähnenswert ist ein anormaler Fall, den ich von V. pellucida beobachtete. Die großen Schwanznerven kreuzten sich unter spitzem Winkel. Der mittlere Nerv hatte noch neben sich einen schwächeren Nachbar, so daß im ganzen acht Paare vorhanden waren.

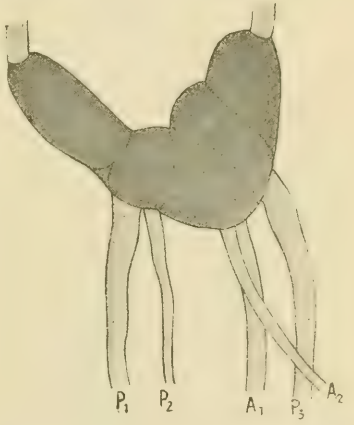
Der Penisnerv ist der unsymmetrische Nerv des rechten Pedale. Er entspringt von dessen oberem Teil, da, wo das Zerebro-Pedalkonnektiv ins Ganglion mündet. Er tritt nicht an die Penisscheide direkt, sondern an das V. deferens. Dort gabelt er sich und der eine Ast läuft vorwärts auf den Penis selbst. Bezüglich des Ursprunges im Ganglion ist Vitrina wieder gegen die Heliciden primitiv.

Bei Helix sprechen die Verhältnisse dafür (s. Meisenheimer (26), p. 33), daß auch dort der Penisnerv eigentlich zum Pedale gehört, weil seine Fasern das Zerebrale nur durchlaufen, dagegen „von Ganglienzellen herstammen, die längs der Zerebro-Pedalkonnektive oder gar in den Pedalganglien selbst gelegen sind.“ Es wäre nun viel wichtiger, die Verhältnisse bei den Limaciden zu kennen! Simroth macht aber in (55) keine Angaben darüber, wo dort der der Penisnerv entspringt, so daß spezielle Untersuchungen gelegentlich nur zu wünschen sind. Auch bei V. pellucida fand ich einen Fall, wo der Penisnerv an der oberen Basis des Zerebro-Pedalkonnektivs, also fast im Zerebrale selbst entsprang.

Die fünf Viszeralganglien, die sich aus den äußeren Pleuralia, an zweiter Stelle den Parietalia als paarigen Ganglien, die in ihrer Mitte das unpaare Abdominalganglion einschließen, zusammensetzen, bilden das Mittelglied der zwei Nervenringe. Das weitere Lumen, durch das Ösophagus, Speichelgang und Pharynxretraktoren laufen, wird durch die Zerebro-Viszeral- und -Zerebro-Pedalkonnektive, das viel engere, durch das die Aorta anterior tritt, wird von den sehr kurzen Pedo-Viszeralkonnektiven gebildet.

Die Ganglien sind untereinander morphologisch so enge verschmolzen, dorso-ventral so abgeplattet, daß man nur aus Konturandeutungen und abgehenden Nerven auf ihren Charakter schließen kann.

Dabei ist eine starke, asymmetrische Verlagerung mit einem Übergewicht der rechten Seite eingetreten (Textfig. 50). Das linke Pleurale ist in die Länge gezogen, das linke Parietale seitlich zusammengedrückt. Beim Abdominale, sowie Parietale und Pleurale der rechten Seite ist die Gliederung noch mehr verwischt, die drei Ganglien sind noch stärker zusammengeschoben. Die Pleuralia entsenden bekanntlich keine Nerven, sondern nur die beiderseitigen Konnektive. Die übrigen drei Ganglien geben fünf Nerven ab.



Textfig. 50. Visceralganglien und Nerven.

Vom linken Parietale laufen zwei Nerven (P_1 und P_2), ein starker und ein feiner. Der starke steigt senkrecht vor dem linken Augenretraktor in die Höhe, macht also sofort nach seinem Austritt aus dem Ganglion einen rechtwinkligen Knick. Auf der Höhe des Mantels erfolgt ein zweiter Knick nach hinten. Er tritt in die linke Mantelhälfte, verteilt sich von hier in den Nackenwulst, nach vorn in die Mantelkapuze und gibt Äste an die Pallealorgane. Der zweite, feinere bleibt im Innern des Körpers und versorgt die linke Körperwand.

Vom Abdominalganglion gehen auch nur zwei Nerven ab. Der große Intestinalnerv läuft außen links am Ösophagus abwärts bis zum Magenblindsack. Hier beginnt er sich reich zu verteilen;

einerseits am Magen aufärts bis zur Cardia, andererseits in die Leber und den Darm.

Der 2., schwächere Nerv des Abdominale geht vom dorsalen Teile des Ganglions unter dem Blasenstiel hinweg zum Eisamenleiter und der Eiweißdrüse. Auf halber Länge spaltet er sich in zwei Arme.

Das rechte Parietale entsendet nur noch einen, jedoch kräftigen Nerven. Er teilt sich bald in zwei Äste, deren einer das Genitalatrium umzieht. Der andere steigt nach oben und teilt sich dort wieder in eine kräftige Gabel, die sich im Mantel um das Spirakulum herum verzweigt und deren hinteres Ende weiterhin den rechten Schalenlappen bedient.

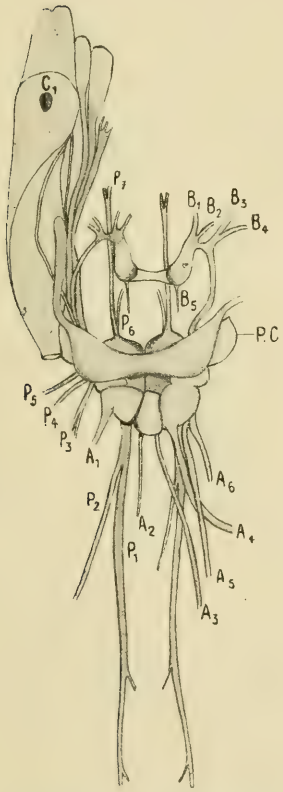
Vergleichen wir nun die Nervensysteme der anderen Arten mit dem von V. pellucida, so finden wir für zunächst bei V. diaphana vom Inselsberg folgende Differenzen (vgl. Textfig. 20 und 51):

1. Die Cerebralia sind relativ kleiner, an der unteren, freien Ecke sanfter gerundet. Die Cerebralkommissur ist ein breiter, allmählicher Übergang von einem Ganglionzum anderen.
2. Der Sinneslappen (Protocerebrum) ist nicht gerundet halbkugelig, sondern vorn in eine kurze, stumpfe Spitze ausgezogen.
3. Tastnerv des großen Fühlers und Opticus entspringen direkt aus der äußeren Ecke des dreieckigen Cerebrallappens. Das freie Stück des Nervenstranges zwischen Fühlerscheide und Ganglion ist länger, sein Eintritt in die Muskelscheide des Fühlers ist plastischer durch eine Leiste markiert.
4. Der Nerv des Lippententakels ist nicht ein Ast des Nerven vom kleinen Fühler, sondern selbständig. Beide sind nur sehr eng aneinander gelagert. (Zur Untersuchung stand mir freilich nur ein erwachsenes Tier, so daß Vergleichsuntersuchungen nicht gemacht werden konnten. Die gefundene Tatsache war aber bei diesem Exemplar absolut deutlich.) (Textfig. 52.)
5. Die Buccalganglien unterscheiden sich bedeutender (Textfig. 51).
   a) Die Querkommissur setzt sich scharf gegen den eigentlichen Ganglienkörper ab.
   b) Das Zerebro-Buccalkonnektiv und alle Buccalnerven außer dem Nerven der Speicheldrüse entspringen dicht

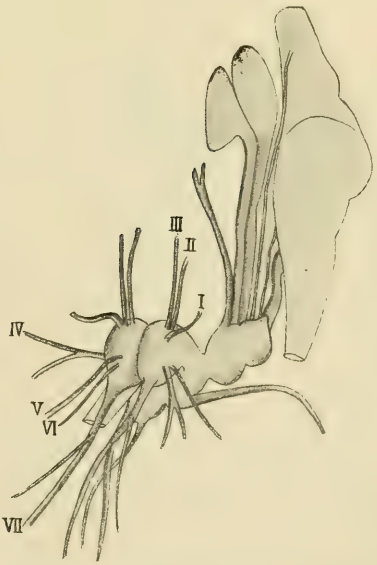
nebeneinander aus dem in drei Nervenstämme aufgeteilten, oberen Ende des Ganglion (Textfig. 51).

c) Die Gabelung der seitlichen Pharynxnerven reicht dichter an das Ganglion heran, der Grundstamm ist also kürzer.

6. Am Pedale liegen die Ursprünge der sieben Nervenpaare etwas anders. a) Der zentrale Mittelnerv (Textfig. 52) hat einen schwächeren Begleiter. b) Der große Schwanznerv liegt mit dem Nebennerv anfangs in eine Scheide eingeschlossen. Der Hauptnerv gabelt sich unsymmetrisch einseitig weiter nach hinten, so daß strickleiterähnliche Rudimente vorliegen.



Textfig. 51. Nervensystem von Vitrina diaphana.



Textfig. 52. Pedalganglien und Nerven derselben Art.

7. Die Viszeralganglien sind viel schärfer gegliedert, die Symmetrie ist ziemlich erhalten. Die einzelnen Ganglien sind dorso-ventral plastischer, nicht so abgeplattet wie bei V. pellucida.

8. Der Penisnerv ist der 4. Nerv des oberen rechten Pedale, von vorn gerechnet.

Die V. diaphana affinis (Wgm.) aus dem Lauchagrunde unterscheidet sich in folgenden Punkten von der V. diaphana vom Nordosthange des Inselsberges.

1. Die bindegewebige Hülle des Zerebrale ist mit dem Retraktor des kleinen Fühlers verwachsen. Es scheint das eine funktionell ganz ähnliche Einrichtung zu sein, wie wir sie bei V. pellucida fanden, wo der Augenretraktor jederseits ein feines Band ins Bindegewebe des dorsalen Nervenringes abgab.
2. Der Retraktornerv für den Pharynx entspringt tief im Grunde des Zerebrale (vgl. V. elongata).
3. Penisnerv von der Grenze zwischen Pedale und Parietale der rechten Seite
4. 2. vorderer Pedalnerv dreigeteilt um das Genitalatrium.
5. Ein 3. feiner Nerv des rechten Parietale geht an der Columella herab.

Eine interessante Anomalie zeigte sich bei der Sektion eines Tieres. Es war ein **doppeltes** Zerebro-Pedalkonnektiv jederseits vordanden. Der an der Cerebralkommissur durchschnittene, wohlerhaltene Schlundring ließ, ausgebreitet und von innen wie außen betrachtet, drei deutliche parallel laufende Konnektive vom Zerebrale erkennen (außer Buccalkonnektiv). 1. Das Zerebro-Viszeralkonnektiv und 2. zwei annähernd gleichstarke Stränge jederseits zwischen Zerebrale und Pedale.

Die daraufhin untersuchten Serien zeigten in zwei Fällen ganz normale Verhältnisse. Ein ähnliches Tier wie das sezierte, nämlich von dem eingangs erwähnten großen, grauen Typus, besaß dagegen ein augenscheinliches Rudiment eines vorderen Zerebro-Pedalkonnektivs, das sich auf drei Viertel seiner Länge vom Pedale aufwärts im Bindegewebe blind verlor.

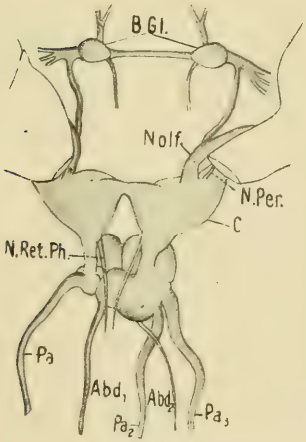
Vielleicht sind diese Fälle als Rückschläge zu deuten, wenn wir nicht rein zufällige Variation annehmen sollen. Es ist ja bekannt, daß die doppelte Pedalkommissur auf ursprünglich vier Pedalganglien hinweist, deren Verschmelzung sich hin und wieder auch noch in zweiter Linie durch leichte Einschnürung der Ganglion in den Flanken, die durch hineinwuchernde Bindegewebszapfen erst im Schnitt sichtbar werden, konstatieren läßt.

Im allgemeinen sehen wir zwischen den beiden V. diaphana im Nervensystem also keinen so scharfen Unterschied, der die

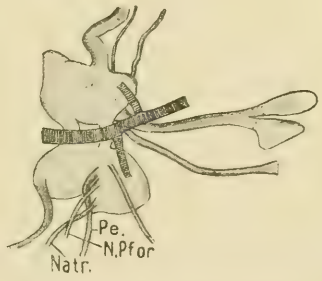
zweite Form als eigene Art zu betrachten erlaubte. Die weiteren Kapitel wie die vorangegangenen ändern an dieser Auffassung nichts.

Die stärksten Abweichungen von V. pellucida finde ich bei V. elongata (V. brevis):

1. Die Cerebralia sind massiger und breiter, die Kommissur zwischen ihnen bildet eine leicht angegliederte Brücke (Textfig. 53).
2. Die Buccalkommissur ist sehr lang, die Ganglien selbst sind kurz eiförmig mit nach innen gerichteten Spitzen.



Textfig. 53. Ganglien und Hauptnerven von Vitrina elongata.

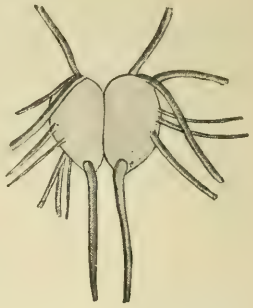


Textfig. 54. Genitalnerven dieser Art.

3. Der freie Nervenstrang (großer Tastnerv und Opticus) vom Ganglion bis zum Eintritt in die Fühlerscheide ebenfalls sehr lang, denn V. elongata ist die schlankste Form, die sich am meisten zu strecken vermag.
4. Von der Oberseite des Pedale, hart unter dem rechten Parietale entspringen drei Genitalnerven (Textfig. 54).
   a) Der Penisnerv, der sich wie bei V. pellucida über Penis und Vas deferens gabelt. Er schwillt vorn, zwischen Penis und Körperwand ganglionär an.
   b) Ein Nervus atrii.
   c) Ein Nerv für Vagina und Pfeildrüse.
5. Von den sieben Pedalnervenpaaren ist das vorderste Paar das kürzeste, das sich im vorderen Fuß in einem ganglionären

Knoten verzweigt, der dem Sternganglion in der Mantelwand von Cephalopoden sehr ähnlich ist (Textfig. 55).

6. Die Viszeralkette ist gänzlich unsymmetrisch. Das linke Pleurale ist stark reduziert, das linke Parietale nur noch ein kleiner Knoten. Das rechte Pleurale ist vollkommen mit dem rechten Parietale verschmolzen.



Textfig. 55. Pedalganglien und Nerven dieser Art.

Für V. brevis macht Wiegmann keine Angabe, die auf Besonderheiten deutet. Er erwähnt nur die relative Kürze der Zerebro-Pedalkonnektive und die starke Verschmelzung der Ganglien in der Viszeralkette, die eine Unterscheidung der ursprünglichen Elemente nicht mehr erlaubt.

Zusammengefaßt scheint also bei der beschränkten Zahl der untersuchten Arten und dem Mangel an Untersuchungen bei verwandten Gruppen des Nervensystems wenig geschickt, im engeren phyletische Anhaltspunkte zu geben.

Dazu kommt die individuelle Variationsbreite der peripheren Nerven im Gasteropodenkörper, die die Kritik erschwert. Jedenfalls ist bei der gezeigten Konzentration des Nervensystems von Vitrina, selbst gegen Helix, nur partiell von Primitivität zu reden angängig.

Einzelne zu abstrahierende Punkte werde ich in der Schlußkritik noch betonen.

Die Zahl der peripheren Nerven übertrifft z. T. den Typus Helix und ist darum bei Vitrina keine größere Einfachheit gegen jene Familie vorhanden. Die Konzentration der Viszeralkette hält sich bei beiden Gruppen mindestens die Wage.

In der Gruppe selbst wäre V. diaphana vor V. pellucida zu stellen. V. elongata ist gar nicht direkt anzuschließen, sondern höchstens in nahe Parallele zu bringen.

Histologische Feinheiten habe ich nicht genauer studieren können. Ich finde die Verhältnisse so, wie sie Nabias (30) allgemein beschreibt. Das intranervöse Bindegewebe, die Neuroglia, bestehend aus feinen, blassen, anastomosierenden Bindegewebszellen erlangt die mächstigtse Entwicklung in den Kommissuren und Konnektiven.

Der reine nervöse Körper der Ganglien setzt sich aus drei Elementen zusammen:

1. Die großen, uni- bis bipolaren gewöhnlichen Ganglienzellen der Rindenschichten, les cellules ganglionnaires proprement dites von Nabias. Die größten Individuen dieser Zellart führen oft mehrere, bis drei Nukleoli.
2. Die bereits erwähnten, kleinen, rundkernigen, dicht gedrängten Zellen der sensorischen Region, die im „Sinneslappen", dem Protocerebrum, eine dicke Haube bilden und radiär angeordnet erscheinen.

   Es sind die „petites cellules à noyan spéhrique" — ohne nachweisbaren Nukleolus — desselben Autors.
3. Die innere Faser und Marksubstanz, die sogenannte Punktsubstanz, deren Hauptmasse auf mehr oder weniger senkrechte Querschnitte der sich kreuzenden Fibrillen entfällt.

Zu den bisherigen Darstellungen habe ich zu sagen, daß die Größe der gewöhnlichen Ganglienzellen nicht streng von außen nach innen abnimmt, sondern ich sehe in der peripheren Zone ebenso kleine und mittlere Zellen sich eindrängen, ja manchmal überwiegen, die großen dagegen auch bis zur inneren Grenze der Rindenschicht gehen.

Im ganz jungen Tier wie dem weit entwickelten Embryo muß die Gleichartigkeit der nervösen und der epidermalen Zellelemente, besonders nach Kerngröße, -form und -struktur jedem Untersucher in die Augen fallen. Morphologisch erleiden die Nervenzellen geringere Veränderungen gegen die Embryonalzustände als die Zellen anderer Organsysteme.

2. Die Sinnesorgane.

a) Tastsinn, Geschmack, Geruch.

Die Sinnesorgane sind nach ihrem feineren Bau schon der Gegenstand so zahlreicher und teilweise vortrefflicher Untersuchung gewesen, daß eine systematische Arbeit, die eine ganze Tiergruppe beschreibt, nicht so eingehend sein kann. Immerhin aber findet man bis in die neueste Zeit auch hier strittige oder zweifelhafte Punkte, die Beachtung verdienen.

Die Hauptorgane, die der Tastfunktion, also der Druckempfindung, ferner vermutlich noch einer gewissen Geruchs-

perzeption dienen, sind in erster Linie die großen und kleinen Fühler und die Mundlappen.

In zweiter Linie kommen die Lippen, der vordere Fußteil, die seitlichen Sohlenränder, die Mantelteile um das Spirakulum und zuletzt die ganze übrige Körperhaut in geringerer Schärfe in Frage.

Die Fühler und Mundlappen allein besitzen echte Sinnesganglien, die sich dadurch von den zentralen Ganglien unterscheiden, daß ihnen die gewöhnlichen, uni- bis multipolaren Ganglienzellen gänzlich fehlen. Sie sind nur aus den petites cellules à noyan sphérique und der Punktsubstanz, die die zentralen Kerne der Ganglien füllt, zusammengesetzt. Der Bau der Fühlerganglien ist von Flemming (12) bereits mit ausgezeichneter Genauigkeit, danach von Simroth (54) beschrieben worden. Das Ganglion teilt sich in einzelne Bündel auf, zwischen denen sich auch peripher die Muskelscheide, die es umhüllt, löst und mit der Körperhaut verwächst. Die einzelnen Ganglienbündel, die von feinen Gewebsmembranen mit diffus eingelagertem Pigment umhüllt sind, divergieren sämtlich distal nach der sogenannten Sinneskalotte. Sarasin prägte diesen Ausdruck für die perzipierende, gewölbte Kopffläche der Fühler, der auch auf die Mundlappen zu erweitern ist.

Zwischen dem hohen Zylinderepithel mit ziemlich starker Cuticula, treten hier die Nervenendigungen teils in echten Sinneszellen (Textfig. 52), als Geruchszellen mit freiem Haar, oder in dendritisch verzweigter Form mit der Außenwelt in Verbindung, wo in letzterem Falle die Sinneszelle erst tiefer im Körperinnern liegt. (In den Lippen finden sich vornehmlich die sogenannten Polypenzellen (Schmidt), die den Geschmack vermitteln sollen.)

Die Sinneskalotte der Mundlappen ist von etwas abweichendem Bau. Sie ist nicht so stark gewölbt wie an den Fühlern und ihr Zylinderepithel hat ein ganz charakteristisches Aussehen. Die Zellen gleichen in ihrer Anordnung nämlich den einzelnen Borstenbündeln einer Bürste. Dies und nichts anderes kann meines Erachtens Simroth (55) meinen, wenn er bei Besprechung des „Semperschen Organs" den Bau der unteren Stollen des Hufeisens als kammförmige Bildung beschreibt, dessen Zähne nach außen gerichtet sind und zwischen denen die schlauchförmigen Drüsenzellen der Mundlappenpakete ins Freie münden. Alles Kritische hierzu habe ich bereits in dem Kapitel über das „Sempersche Organ" gesagt. Die großen Fühler differieren noch insofern, als durch das Auge die Sinneskalotte in zwei ganz ungleiche Teile, nämlich die

eigentliche Hauptwölbung und eine schmale Nebenzone geteilt wird, wonach sich dann auch die Aufteilung des Ganglions richtet.

Vorderer Fußteil, Fußrand, Mantellappen ums Spirakulum sind eigentlich nur als Gegenden erhöhter Reizfähigkeit, noch nicht als Sinnesorgane aufzufassen. Das gleiche gilt für die nervösen Elemente in den Lippen, die als Geschmacksapparat ja nur gedeutet, nicht bewiesen worden sind. Wenn H. Piéron nach Simroth (53) auch den vorderen Fuß bei Limnaea auricularia und L. stagnalis als Geschmacksorgan hinstellt, so fällt das kritisch unter denselben Gesichtspunkt. Selbst das physiologische Experiment wird hier unsicher lassen, ob sich Tastsinn und Geschmackssinn bei den Mollusken ausschließen. Zu einer Erforschung in dieser Richtung wäre der Geruchssinn hinzuzuziehen und diese drei Sinnesfunktionen als Perzeptionsfähigkeiten für die drei Aggregatzustände der Materie aufzufassen. 1. Der Tastsinn reagiert physikalisch als Druckempfindung auf feste Körper. 2. und 3. Geschmack und Geruchssinn in erster Linie chemisch auf flüssige und gasförmige Substanz. Aber schon bei allen Landtieren werden wir einen Übergang von 1 und 2, bei den Wassertieren von 2 und 3 haben.

Ob nun morphologisch verschiedene Nervenendigungen auch physiologisch verschiedenen Funktionen entsprechen, bleibt nur eine Annahme von allerdings großer Wahrscheinlichkeit.

Auffallend und für alle Hautsinnesorgane gemeinsam ist endlich die ständige Vergesellschaftung, möchte ich sagen, mit den eigentümlichen großkernigen Bindegewebszellen, die Simroth nur für die Fühler erwähnt, und die ich in Textfig. 5 und 6 abgebildet habe. Sie finden sich eben nicht nur in Fühlern und Mundlappen, sondern ebenso charakteristisch im vorderen Fußteil, dem Sohlenrande und um das Spirakulum. Sezernierende Funktion beobachtet man, wie ich schon erwähnte, nur bei einem geringen Bruchteil von ihnen. Und so ist die Deutung, die Yung (73) für Helix pomatia gibt und die Beck (4) für Buliminus bestätigt und der ich mich anschließe, vermutlich auch nur ein Teil ihrer vollen Bedeutung.

Nach einem sekundären Osphradium, wie es Plate (34) für Testacella beschreibt und abbildet, habe ich bei allen Vitrinen vergeblich gesucht. Dieser Mangel scheint um so merkwürdiger, als sogar bei Helix pomatia laut Simroth (53), S. 207 noch Reste dieser im Lungenraum gelegenen Geruchsleiste nachgewiesen worden sind. Vermutlich ganz analoge Bildungen wie bei Testacella sind das Osphradium vorn am Spirakulum von Siphonaria, das in anderer Lagerung von Plate (36) auch bei Janelliden

festgestellt wurde, ferner das postpalliale Sinnesorgan der Limaciden, nach Simroth, überhaupt der Nacktschnecken. Wie weit es zu dem Organ Lagaze-Duthiers der Basomatophoren in Beziehung zu setzen ist, ist schwer zu sagen. Biologisch wichtig ist dagegen das eine: Alle Basomatophoren, d. h. alle im Wasser lebenden Formen der Pulmonaten besitzen ein entsprechendes Sinnesorgan in der Lungenhöhle, wie die marinen Vertreter anderer Ordnungen in der Kiemenhöhle. Mehr oder minder sporadisch, nach Größe und Ausbildung schwankend tritt es bei den landbewohnenden Formen auf. Alles zeugt hier für eine Rudimentation, denn den primitiven Arten kommt es vornehmlich, den jüngsten Artgruppen in letzter Linie zu. Das ist wieder biologisch vollkommen verständlich. Als Plate (37) die Lebensbedingungen der Chitonen bespricht, deutet er deren Osphradium vornehmlich als einen Apparat, um die Reinheit, insgesamt die Beschaffenheit des Wassers zu prüfen. Auf dem festen Lande muß ein Osphradium für Schnecken fast allen Wert verlieren. Über die Beschaffenheit der Atemluft orientiert zu werden, d. h. also, gefährliche Luftverhältnisse vermeiden zu können, kommt für unsere Landschnecken in der freien Natur praktisch doch wohl so gut wie nicht in Frage. Für die Ernährung, d. h. die Auswahl der Nährstoffe kann es wegen seiner Lage ebensowenig eine Rolle spielen. Daß es für das Geschlechtsleben in Betracht käme, ist durch keinerlei Beobachtung oder Tatsache erwiesen. Eine weitere Bedeutung ist für die Landschnecken nicht mehr einzusehen.

Wir haben also hier den interessanten Fall, theoretisch auf die Verkümmerung eines Organs schließen zu müssen, die auch in Wirklichkeit eingetreten ist.

Wollen wir aber nun aus dem Vergleich der Befunde unter den einzelnen Gruppen phylogenetische Schlüsse ziehen, so geraten wir bald ins Dilemma.

Die Limaciden besitzen ein postpalliales Sinnesorgan (Täuber)

Den Vitrinen, die für jene die Stammform abgegeben haben, oder wenigstens aus gemeinsamer Wurzel mit ihnen stammen, haben nicht mehr die geringste Spur davon.

Am wahrscheinlichsten dünkt mich hier noch die Erklärung, daß die Vitrinen jenes Organ unter anderen Lebensbedingungen eben schneller verloren haben als die Verwandten, die eine andere Richtung genommen haben.

Andernfalls ist das postpalliale Sinnesorgan nur eine analoge Bildung des Osphradiums, z. B. von Testacella, und als solches eine Neuerwerbung der lissopoden Nacktschnecken. Ich vermag die morphologische Kritik aus der Literatur leider nicht mit Sicherheit zu gewinnen.

d) Das Auge.

Über das Auge ist nichts Absonderliches zu sagen. Die Selbständigkeit des Augennerven hatte ich bereits erwähnt. Bei Wiegmann finde ich sogar die Angabe, daß ihm bei der Sektion seine Isolierung vom großen Fühlernerv gelungen sei. In dem Bilde Flemmings (12) vom großen Fühler scheint der Opticus ebenfalls selbständig aufgefaßt zu werden. Er ist so zart, daß er selbst auf guten Transversalserien schwer nach rückwärts verfolgt werden kann. Sehr treffend vergleicht schon Lagaze-Duthiers das Auge und seinen Nerv mit der Statocyste und deren Nerv als Sinnesorgane ähnlichen Aufbaues.

Ein Ganglion opticum vor dem Eintritt der Nerven in das Auge selbst, wird nicht gebildet. Die bindegewebige Augenkapsel gibt dem Auge eine ganz leicht gestreckte Kugelgestalt. Die Zellen der Pellucida interna erhöhen sich leicht an den Seiten. Das Körperepithel, das an dieser Stelle Pellucida externa genannt wird, überzieht das Auge in sehr niedrigen Zellen, die dem Plattenepithel nahekommen. Die hinteren zwei Drittel der Augenwandung werden von den Pigmentzellen und den eigentlichen Retinazellen eingenommen, die Zelle um Zelle miteinander abwechseln. Am oberen Kreise dieses Zellbechers stehen die letzten Retinazellen frei, ohne die dazwischengeschalteten Pigmentzellen. Entgegen der Angabe Becks für Buliminus finde ich bei den Vitrinen die nervösen Retinazellen mit ihrem polaren Büschel die Pigmentzellen durchweg überragen, so wie es auch Simroth und Bäcker für Helix pomatia darstellen. Ferner sind die Pigmentzellen keineswegs immer nach vorn verdickte, nach unten spitz zulaufende Zellkörper, sondern ich sehe ebenfalls gedrungene zylindrische Formen. Die kolbenförmige Gestalt scheint mir einfach nur in einer Pigmenthäufung im distalen Zellteil zu liegen, die ganze Formveränderung also eine Folge oder Reaktion auf den jeweiligen Beleuchtungsgrad zu sein. Die Pigmentzellen sind Abkömmlinge des Bindegewebes und führen einen sehr kleinen, basalständigen Kern. Die Sinneszellen der Retina sind bekanntlich epidermalen Ursprunges und haben einen

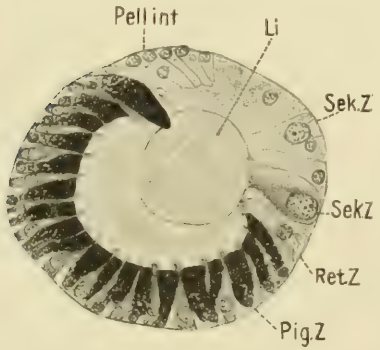
größeren, klareren Kern, der aber gleichfalls basal liegt. Interessant waren mir zwei Fragen in der ganzen Histologie des Gasteropodenauges, die noch der Diskussion bedürfen. Es ist:

1. Die Frage nach dem Wesen und der Bedeutung der von Beck (4) aufgefundenen neuen Zellen in dem Grenzgebiet zwischen Pellucida interna und Retina.
2. Die Entstehung und Herkunft der Linse.

Beck gibt auf Taf. X, Fig. 49 in (6) eine Zellart an, die er mit *ze* bezeichnet und die er folgendermaßen beschreibt:

1. Besonders groß gegen die Zellen der Pellucida interna.
2. Plasma färbt sich mit Hämatoxylin + van Gieson schwärzlich.
3. Besonders auffallend der große, blasige Zellkern mit spärlichem Chromatin. Über doppelt so groß als der Kern der Sinneszellen.
4. Maximum sechs Zellen bei Buliminus montan.
5. Funktion unbestimmt. Vielleicht Sekretion ins Innere des Auges.

Ich habe nun nach diesen Zellen bei den Vitrinen gesucht und sie in allen Fällen gefunden. Die Beschreibung ihrer Struktur wie ihrer Lage ist bei Beck auch ganz der Sachlage bei den Vitrinen entsprechend. Nur sagt er nichts genaueres über den Bau des Zellkörpers, sondern nur des Kernes. Der Zellraum ist nämlich auch ein gutes Teil größer als der aller anderen Zellformen im Auge. Das Plasma ist etwas dichter als bei den Pellucidazellen, doch immer noch ziemlich homogen (Textfig. 56). Im Plasma sieht man hin und wieder Vakuolenbildung. Die Zelle läßt also entschieden auf Sekretion schließen. Die ganze Zellreihe war histologisch darum nicht etwa als Anlage einer Nebenretina, wie sie von R. Hesse und Miss Heuchman bei Limax gefunden worden ist, zu betrachten, was aus phylogenetischen Gründen vielleicht nahe gelegen hätte. Aber was für eine Flüssigkeit wird ins Augeninnere abgeschieden? Ich finde in keinem Auge ein Gerinnsel oder Spuren, die auf Flüssig-



Textfig. 56. Schnitt durch das Auge von Vitrina pellucida.

heit schließen ließen. Nur die Linse erfüllt das Innere. Hier verschmilzt nun Frage 1 mit dem 2. Punkt. Auf p. 45 (26) gibt Meisenheimer an, daß die Linse von Helix pomatia der sekretorischen Tätigkeit der Pigment- und der Pellucidazellen ihre Entstehung verdanke. Diese Erklärung scheint mir durch die Sachlage wenig gerechtfertigt. Pigmentzellen sezernieren nicht noch einen andersartigen Stoff wie die Linsensubstanz. In den Pellucidazellen sucht man vergeblich nach Sekretionsphasen.

Es bleiben für die Abscheidung des Linsenkörpers überhaupt nur die Beckschen Zellen übrig. Und so scheint es mir ziemlich sicher, daß wir in ihnen die eigentlichen Bildungsherde für den Linsenkörper zu sehen haben, denn die Fig. 56 beweist sehr deutlich die direkte Beziehung zwischen einer Beckschen Zelle und der Linse. Und zwar tritt das Sekret als Flüssigkeit aus und erstarrt sozusagen erst nach dem Verlassen der Zelle im Augeninnern. Untersucht man die Linse in stark abgeblendetem Lichte, so widerspricht ihre Struktur nicht einer solchen Entstehungsweise. Ebensowenig die Kugelform. (Es ist eine Bildung aus einer Art „Mutterlauge".) Das Verhalten gegen Färbemittel und Säuren spricht für eine chonchyolinähnliche Substanz, was mit den epidermalen Bildungen des Molluskenkörpers in bestem Einklang steht. Sie ist frisch ganz homogen und blaß topasgelb. Mit van Gieson tritt eine starke Gelbtönung ein. Mit Eisenhämatoxylin färbt sie sich intensiv schwarzblau.

c) Die Statocyste.

Hier habe ich eine ganz ähnliche Frage zu diskutieren. Der allgemeine Bau der Organe weicht von Helix gar nicht ab. Sie liegen jederseits auf der Oberseite des Pedalganglion so, daß sie von den Viszeralganglien oben bedeckt werden und nur teilweise von der Seite sichtbar sind. Es sind kleine, wasserklare Kapseln von ellipsoider Gestalt und nicht wie Beck angibt, auf der ventralen Seite, da wo sie ins Ganglion eingebettet sind, konkav abgeplattet. Diese Form, die ich auch fand, halte ich für einen Schrumpfungszustand, weil sie mit der gerundet-bikonvexen bei derselben Art auftrat. Relativ leicht sind die drei Zellarten im Innern der faserigen Bindegewebskapsel zu konstatieren, die zuletzt von W. Schmidt (46) untersucht worden sind. Es sind:

1. die großkernigen, chromatinarmen Riesenzellen;
2. die sternförmig um jene geordneten Stützzellen von keilförmiger Gestalt;
3. die Vakuolenzellen.

Der freie Raum in der Blase wird von einer beschränkten Anzahl Otolithen erfüllt, die leicht elliptischen Umfang und bikonkav eingedrückte Flanken haben. Ihr größter Durchmesser beträgt etwa ein Zwölftel bis ein Fünfzehntel vom Durchmesser des Lumens der Blasen selbst. Die an erster Stelle genannten Riesenzellen werden als die eigentlichen Sinneszellen aufgefaßt, die auch die Sinneshaare tragen sollen. Diese letzteren habe ich auch an den bestfixierten Tieren nie finden können. Die Zahl der rosettenförmig geordneten Stützzellen der zweiten Form ist bei den Vitrinen ziemlich hoch. Ich zählte 13 Zellen auf zirka halbem Kreisumfang.

Die dritte Zellform, die ich den Beckschen Zellen im Auge analogisieren möchte, nimmt auch W. Schmidt für die Bildung der Otolithen in Anspruch, doch äußert er sich nicht über das Wie! Die Tatsache nun, daß ich größere und kleinere Otolithen nebeneinander in der Blase sehe, bestimmt mich, einen Kristallisationsprozeß aus einer Gesamtflüssigkeit anzunehmen, die von jenen Vakuolenzellen abgeschieden wird. Die Otolithen sind schon für verdünnte Säuren angreifbar.

Endlich muß ich noch Simroth (53) widersprechen, der in (53) behauptet, daß durch den Schlag der Sinnesborsten die Otogonien bewegt würden. Einmal halte ich das praktisch für schwierig, weil die Zahl der Sinnesborsten, die der Zahl der Riesenzellen einfach korrespondieren soll, in einem sehr niedrigen Verhältnis zu der großen Zahl der Gehörsteine steht. Hauptsächlich aber weiß ich nicht, wie dann noch eine statische Orientierung möglich sein könnte!

Solche Auffassung des Vorganges ist durchaus zu verwerfen, der doch natürlich so zu denken ist, daß nach der geneigten Seite sich auch die Otolithen im Gehörwasser senken und durch Berühren der Sinneshaare in dieser Region eine Orientierung erlauben.

IX. Blutkreislauf und Exkretion.

Morphologie und Topographie der Pallealorgane waren schon lange als wichtige Momente für die natürliche Systematik erkannt worden. Die Arbeit von Behme (5) zeigte wohl zuerst, daß hieraus

wirkungsvolle Tatsachen für stammesgeschichtliche Rückschlüsse lagen.

Bei den Vitrinen ist nun freilich der prinzipielle Bau so einheitlich, daß wir, nachdem Plate (34) Vitrina Audebardi im Anschluß an Daudebardia, Testacella, Limax und Arion untersucht hatte, man keine wesentlichen Entdeckungen mehr zu erwarten hatte. Dagegen bietet die spezielle Durcharbeitung noch eine Reihe neuer oder bestätigender Punkte, wie sie sich eben nur beim Eingehen ins Einzelne gewinnen lassen.

Über unsere einheimischen Formen finden sich eigentlich nur bei Wiegmann (71) knappe Notizen über die Lage und Form, hauptsächlich aber genaue Größenmessungen der einzelnen Teile.

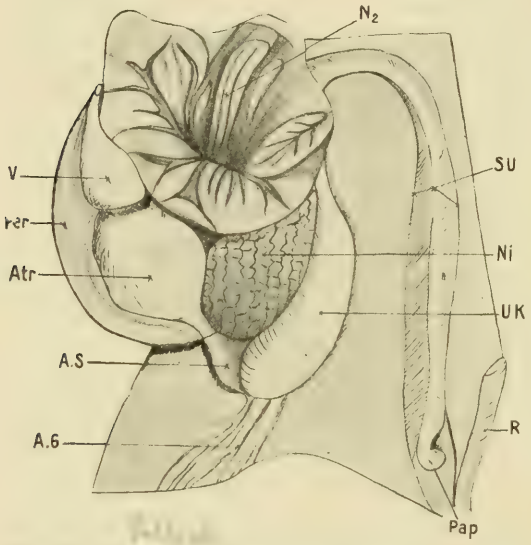
Der gesamte Pallealkomplex steht in einem strengen Lageverhältnis zur Form des Gehäuses. Wir haben durch Plate den Spezialfall bei Daudebardia und Testacella als Extrem kennen gelernt, wo sekundäre Ophistopneumonie und inverse Stellung von Herz und Niere eingetreten ist.

Für unsere Vitrinen liegen die Verhältnisse einfacher. V. pellucida stellt mit ihrer ziemlich vollkommenen Schale noch ziemlich die für Helix charakteristische Lagerung dar. Die starke Formdifferenz der übrigen Arten bedingt aber eine entsprechende Verschiebung der bezüglichen Teile. Die Verkleinerung des von der Schale umschlossenen Raumes hat hier zunächst zu einer Reduktion der vor der Niere gelegenen dorsalen Atemfläche geführt, die sich bei V. brevis bereits durch eine deutliche Anlage zur Ophistopneumonie auszugleichen sucht. Im übrigen werden die Seitenflächen des Atemraumes stärker beansprucht.

In zweiter Linie ist die Niere aus ihrer schrägen Lage von links hinten nach rechts vorn in die Querachse mit ihrer Spitze verschoben worden. Drittens wird das Herz, um Raum zu gewinnen, aus der pronephridialen Stellung in eine halb subnephridiale gebracht.

Betrachten wir eine lebende V. pellucida unter der Lupe, so läßt sich wegen der durchsichtigen Schale Lage, Ausdehnung und Tätigkeit der Pallealorgane teilweise besser als bei der Sektion erkennen. Nie wird es nämlich bei der Sektion wie im Totalpräparat möglich, das Geäste der Lunge nach ihren Hauptstämmen zu erkennen, weil das äußerst flächenhafte, dünne Gewebe nach dem Abfließen des Blutes zu einer kaum differenzierten Membran zusammensinkt. Die Hauptfläche der dorsalen Lungenhöhlenwandung sehen wir von dem pigmentierten Lungengewebe eingenommen, das durch die schräg nach vorn ragende Niere in einen

rechten kleineren und linken größeren Teil aufgespalten wird. Der rechte Teil liegt zwischen der inneren Seite des sekundären Ureters, der rechts außen parallel dem Rektum zum Atemgang herabläuft, und der rechten Grenze der Niere respektive dem primären Ureter. Er erweitert sich nach vorn zu einem breiten Felde, das bis zur Mantelrinne reicht und nach links, von der Nierenspitze ab, mit dem linken Teile der Lunge verschmilzt, der sich links seitlich vor dem Perikard bis tief nach unten erstreckt. Es lassen sich im ganzen drei Hauptstämme, von denen der rechte der stärkste ist, unterscheiden. Der linke saugt dagegen das Blut aus einer größeren einheitlichen Fläche ab und erscheint zuweilen als der stärkere. Er gibt acht Seitenäste, zunächst alle auf seiner linken Seite ab. Die mittlere abführende Vene läuft dem rechten Stamm zuerst parallel und verzweigt sich dann ziemlich geradlinig nach vorn, während jener rückläufige Schenkeläste in die spitzwinkelige Ecke zwischen sekundärem Ureter und Niere sendet. Die Niere sehen wir als breit-dreieckigen, gelblichen Körper von ca. 3 mm Länge vor dem ersten Lappen der linken Leber liegen. Sie schmiegt sich dicht an das Dach der Lungenhöhle an und löst sich nur vorn ein wenig mit ihrer stark abgestumpften Spitze. Der Ureterkopf markiert sich von außen als gerundete Blase an der Nierenspitze (Textfig. 10 und 57 *UK*).



Textfig. 57. Pollenorgane von Vitrina pellucida.

Man sieht den leicht seitlich, dorsal verlaufenden Schenkel des primären Ureters, der sich als sekundärer Ureter im spitzen Winkel wieder nach vorn wendet. Der Knick liegt noch vor der Höhe der hinteren Nierenbasis.

Am rechten Rande, zwischen Rektum und sekundärem Ureter kann man an den Pulsationen, die mit den Kontraktionen des Herzens korrespondieren, den großen venösen Sinus erkennen, der sich bald zur großen, zuführenden Randvene schließt, die zuletzt parallel der Mantelrinne laufend, die Lunge allseitig mit Blut versorgt.

Die Zahl der Herzschläge ist höher als bei größeren Arten, wo sie gezählt wurden, wie bei Helix pomatia, Helix hortensis und Helix nemoralis [Krahelska (18)]. Ende November zählte ich bei V. pellucida an Tieren, die überhaupt nicht ins Zimmer gebracht worden waren, draußen im Freien im Mittel 35—40 Schläge pro Minute. Die Zahl war bei Temperatursteigerung bis ca. 25° C auf 80 Schläge leicht zu erhöhen. Wärme über 30° rief bereits unregelmäßige, krampfhafte Pulsationen hervor. Es steht das mit den klimatischen Bedingungen, unter denen die Tiere leben, im Einklang.

Der Kreislauf ist bekanntlich kein geschlossener. Aus dem ganz flachen Bindegewebsnetz der Lunge wird das Blut durch die saugende Tätigkeit des Vorhofes von den großen, zuführenden, im anderen Sinne abführenden Venen aufgenommen, in den Vorhof selbst weitergegeben und dann nach der Systole des Ventrikels in dieses überführt. Hier liegt das motorische Zentrum des Kreislaufes, den wir, soweit es die Sektion bei den kleinen Tieren zu erkennen erlaubte, genauer betrachten wollen. Injektionen waren leider nicht möglich, da selbst fein ausgezogene Glaskapillarröhren sich noch als zu grob erwiesen.

Textfig. 58. Leberarterien von Vitrina pellucida.

Der nach dem Verlassen des Ventrikels noch (gemeinsame) einheitliche Aortenstamm umspannt von außen nach innen den letzten Darmbogen. Gleich darnach spaltet sich die Aorta in die Intestinalarterie und die Aorta anterior. Der Verlauf der Intestinalarterie ist knapp der folgende: Es werden vom Hauptstamm drei große Äste auf Leber und Darm abgegeben, von denen der dritte der stärkste ist, der sich auf das weiteste Gebiet der linken Leber und den hinteren Darmbogen verzweigt (Textfig. 58).

Der erste Seitenast versorgt den vorderen Zipfel der linken Leber und die Niere. Der zweite dringt tiefer ein, zwischen den beiden S-Schenkeln des Darmes hindurch. Er gibt bald einen kleinen Zweig nach vorn auf den Magen und gleichzeitig einen nach hinten auf den Pylorus und Anfang des Mitteldarmes ab. Er endigt in zwei Armen im Gebiet der Zwitterdrüse und damit der rechten Leber. Der Hauptstamm der Arterie ist rückläufig und tritt aus dem Intestinalsack wieder in die sekundäre Leibeshöhle, wo er an dem Genitaltrakt herunterläuft und sich bis ins Gebiet der Eiweißdrüse und der Vesicula seminalis verzweigt. Ein Seitenzweig hiervon dringt noch in die rechte Körperwand und den rechten Mantelteil. Die Aufteilung der arteriellen Gefäße in der Leber ist ungeheuer fein, wie wir seit der Arbeit von Bergh (6) und schon seit Leydig wissen.

Das Verzweigungssystem der Aorta anterior ist leichter zu übersehen, weil es der Sektion nicht so viel Schwierigkeiten macht, wie die leicht zu beschädigende Leber.

Der Hauptstamm zieht zunächst unter der Körperhaut, dem sogenannten Diaphragma der älteren Autoren, auf die Atemöffnung zu nach rechts hinüber, steigt dann hinunter ins Innere des Körpers und läuft, meist ganz parallel mit dem Pharynxretraktor nach vorn, auf den Nervenring zu, durch den er zwischen den Viszeral- und Pedalganglien hindurchtritt.

Auf diesem Wege gibt sie nur zwei Äste ab. Der erste liegt ziemlich am Anfang und ist ein feiner Seitenzweig, der sich bald teilt und mit einem Zuge zur Speicheldrüse, mit dem anderen an die Wurzel des Kolumellamuskels hinzieht, von wo er sich wohl bis in den Schwanz erstreckt und gleichfalls den Mantel versorgt. Der zweite spaltet sich hart vor dem Durchtritt durch den Schlundring ab und geht als Pedalarterie in dem Fuße nach hinten. Zuvor gibt sie jedoch noch ein schwächeres Gefäß ab, das sich am Ösophagus herab weit verzweigt.

Direkt nach dem Passieren des Nervenringes findet die Hauptgabelung der restierenden Kopfarterie statt. Primär spaltet sie sich in zwei ungleiche Äste, von denen der schwächere die Buccalarterie abgibt. Der stärkere teilt sich in die ziemlich starken Fühlergefäße für die großen mit je einem Nebenast für die kleineren Fühler und einem mittleren in die rechte und linke untere Kopfseite und die Lippen.

Für V. elongata und vermutlich auch V. brevis ist noch eine besondere Arterie zu melden, die sich auf der Höhe des Pfeil-

sackes zweimal gabelt. Sie kommt von dem zweiten Seitenstamm der Viszeralarterie, der die rechte Leber und die Zwitterdrüse versorgt.

Das Blut, das durch die Stoffwechselprozesse in den verschiedenen Körperteilen venös geworden ist, sammelt sich in offenen Blutsinus oder Lakunen, von denen ich bei Vitrina vier nach ihrer Lage unterscheiden kann. So wird zuerst die Leber auf ihrer Außenseite von venösem Blute, das sie passiert hat, umspült. Zweitens verläuft unterhalb der Fußdrüse eine große, nicht als Gefäß gefaßte Blutbahn, die die Hämolymphe in das sekundäre Cölom weitergibt. An dritter und vierter Stelle finden sich endlich zwei Randsinus im dorsalen Pallealgebiet, von denen der linke deutlich mit der Leibeshöhle kommuniziert. Der rechte dagegen, der Rektum und sekundärem Ureter vollkommen umschließt, ist der bei weitem größere, denn er bildet in erster Linie die Fortsetzung des Lebersinus. Beide Randlakunen schließen sich vorn zu den Pallealvenen, die das Blut der Lunge zuführen und unterhalb der Mantelrinne zwischen Nackenlappen und Schalenlappen verlaufen. Der histologische Bau der Gefäße ist uns gleichfalls hauptsächlich durch Bergh, der besondere Methoden zu ihrem Studium anwandte, bekannt geworden. Die Zusammensetzung der großen Arterien und der Venen aus einschichtigen, unregelmäßig ausgelappten Zellelementen, die sich in ähnlichen Nähten wie Hirnknochen ineinanderfügen, vermochte ich auf Serienschnitten von 50—100 μ, die mit Osmiumsäure fixiert waren, zu bestätigen. Die feineren, kleinen Arterien besitzen bekanntlich einen komplizierten Aufbau aus wenigstens zwei Schichten, nämlich einem Endothel und einer äußeren Faserschicht. Alle Bildungen gehören dem Bindegewebe an. Leukozyten fand ich nicht bloß, wie Simroth (53) angibt, in den hämolymphatischen Lakunen, sondern vornehmlich in der Leibeshöhle selbst zwischen den Genitalien und in der Kopfgegend, ebenso aber auch im arteriellen System, nämlich in der Art. buccalis. Amöbozyten, wie sie M. Krahelska (18) abbildet, konnte ich nicht beobachten.

Die Histologie des Herzbeutels hat bis in die neueste Zeit Schwierigkeiten für das Studium gemacht und ist gleichfalls nur durch Anwendung spezieller Methoden, z. B. direkte Injektion der Fixierungsflüssigkeit ins Perikard, zugänglich. Der allgemeine gröbere Aufbau dagegen bietet bei den Vitrinen nichts Neues.

Die Perikardialwandung besteht aus einem Plattenendothel, das sich aber nicht überall nachweisen läßt. Man findet häufig

nur das langfaserige Parenchym, das auch die Niere umspannt. Vorhof wie Ventrikel des Herzens sind nur aus Muskelfasern aufgebaut und ich habe vergeblich nach einer epithelialen Bedeckung, wie sie Nüslin gefunden und beschrieben hat, bei den Vitrinen gesucht. Nach dem Umfang ist der Vorhof größer, das Ventrikel kleiner. Es besitzt dafür aber viel dichtere, stärkere Muskelwandungen. Die Muskelbündel des Vorhofes liegen gar nicht geschlossen aneinander und doch findet man nie geronnenes Blut im Perikardialraum. Das scheint darauf hinzuweisen, daß doch mindestens eine bindegewebige Membran das Herz allseitig umschließt. Auf der Kommunikationsstelle zwischen Vorhof und Ventrikel wird die Einschnürung halsartig eng. Ein Ventilverschluß scheint durch Muskelbündel mit freiem Ende, die also für Kontraktionen unbrauchbar sind, vermittelt zu werden.

Die Schwanzblase oder Podocyste ist ein zum Blutkreislauf gehöriges embryonales Organ. Nach Simroth (53) ist es mit der Kopfblase zu analogisieren und dient der Respiration des Embryo.

Nach meinen Beobachtungen an Embryonen im Ei sieht man wohl die Schwanzblase sich rhythmisch kontrahieren ganz entsprechend den Herzschlägen; es fehlt aber diese Bewegung in der Kopfblase. Darum möchte ich die Schwanzblase eher für ein embryonales Herz in physiologischem Sinne, denn für eine Lunge halten, da doch die Kontraktionen primär nichts mit Respiration zu tun haben können, offenbar aber dazu dienen, die Körperflüssigkeit aus den hinteren Teilen wieder nach vorn zu treiben.

Niere.

Über die Niere, als Exkretionsapparat der gelösten Stoffe, die darum mit dem Blutkreislauf in engster Beziehung steht, ist von den Pallealorganen das meiste zu sagen.

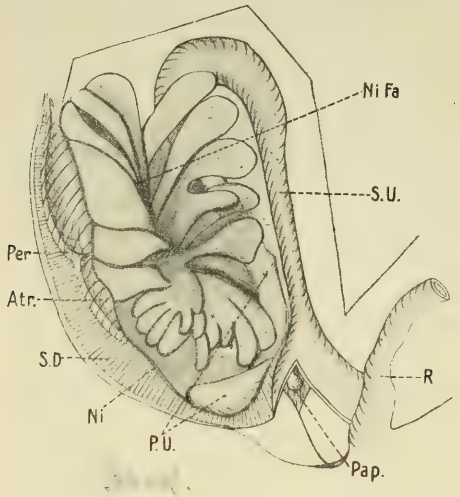
Sie ist zwar für die Systematik im weiteren Sinne unbrauchbar, wollte man auf sie allein eine Einteilung gründen, wie Pilsbrys Versuch gezeigt hat, der Ortourethra, Heterurethra und Sigmaurethra für die Pulmonaten aufstellte. Aber so geht es jedem Einteilungsprinzip, das sich nur auf ein Organ gründet.

Ein Schema der Nierenlagerung und des Verlaufes des ableitenden Ureters ist für Vitrina zuerst von Plate (34) gegeben, von Behme (5) vorher nur unter anderen Formen erwähnt worden. Beck führt in seiner Arbeit eine Zusammenstellung der verschiedenen Entwicklungsstufen des Ureters nach den Bildern Plates

wieder auf. Hiernach gehört Vitrina zu den Formen, bei denen Harngang und Enddarm gemeinsam in eine Kloake in der Lungenhöhle münden. Dieser Verlauf gilt außer Vitrina für Arten von Bulimus, Helix, Daudebardia und Arion. Die höhere Stufe stellt Limax, Amalia und Daudebardia saulcyi dar, wo der sekundäre Ureter getrennt von der Lungenhöhle durch eine besondere Kloake in den Atemgang mündet. Auch nach Simroth (53) gehört Vitrina noch zu dem niedrigeren Typus zusammen mit Hyalina und Zonites. Wir finden also innerhalb derselben Gattung, nämlich bei Daudebardia, verschieden hohe Entwicklungsstufen. Das gleiche gilt viel weiter für die Helixformen. Das legt es nahe, auch bei Vitrina nicht einen einheitlichen Typus anzunehmen, bevor nicht alle Arten der Gattung daraufhin untersucht waren. Und wirklich weisen die einheimischen Arten eine Abweichung auf von der Form, die Plate untersuchte, nämlich von Vitrina Audebardi. Bei unseren Formen finde ich nämlich durchgängig den für Limax, Amalia, Libania und Daudebardia saulcyi angegebenen Typus, d. h. Ureter und Rektum münden, streng von der Lungenhöhle getrennt, in den Atemgang.

Wir haben in der Schärfe der Ausbildung dieses Typus dabei eine ganz leicht steigende Reihe von V. pellucida über V. diaphana zu V. brevis und V. elongata, die in der Hauptsache ihren Grund wieder in der Schalenreduktion hat. Bei V. pellucida füllt die Niere mit ihrem Volumen etwa ein Viertel der Atemhöhle (Textfig. 60). Bei V. diaphana verändert sich das Verhältnis bereits auf mindestens ein Drittel, bei V. elongata und V. brevis beansprucht die Niere und Perikard, was ich auch für die anderen zwei Formen miteingeschätzt habe, mindestens drei Viertel des fraglichen Raumes (Textfig. 60—63). Durch diese Momente wird der Enddarm auf seinem letzten Stück bereits in das Gewebe des Schalenlappens gelagert und der sekundäre Ureter strebt gleichfalls stark seitlich nach außen. Eine kräftige, hohe Falte (*Fl*) trennt die gemeinsame Kloake (*K*) im Atemgange von der Atemhöhle selbst (Textfig. 60—63*Fl*). Daß auch die Nierenlage von der Schalenreduktion verändert wird, wurde bereits allgemein erwähnt. Im Speziellen sind die Verhältnisse die folgenden: Bei V. pellucida erlaubt die schräg nach vorn gestellte Niere noch ein ziemlich weites Ausholen des sekundären Ureters nach rechts (Textfig. 59). Je mehr sich aber die Niere von links nach rechts mit ihrer Spitze in die Querachse stellt, desto mehr muß der sekundäre Ureter an die Niere selbst und damit an den primären

Ureter herangepreßt werden, weil die Eingeweide ein Ausweichen nach hinten nicht gestatten. Bei V. brevis geht das so weit, daß man auf Transversalschnitten zugleich mit dem dorsal verlaufenden primären auch den sekundären Urether der Länge nach mitgetroffen sieht (Textfig. 62). Daher kommt es denn auch, daß das Atemloch auf der Längsachse des Tieres, und besonders bei den Semilimaces, relativ weit nach hinten liegt.



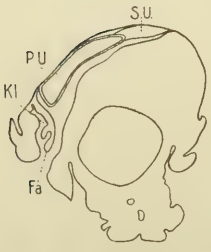
Textfig. 59. Pollenorgane von Vitrina clongata.

Die Niere selbst ist ein länglichbreiter, bei den Gebirgsvitrinen gestreckter Sack, der sich nach hinten mit breiter Basis an die Eingeweide anlegt. Dorsal ist der Nierenbeutel mit dem

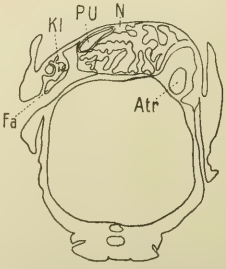
Textfig. 60.

Textfig. 61.

Textfig. 62.



Textfig. 63.



Textfig. 60, 61, 62, 63. Transversalschnitte durch die Exkretionsmündungen von Vitrina pellucida, Vitrina diaphana, Vitrina brevis und Vitrina clongata.

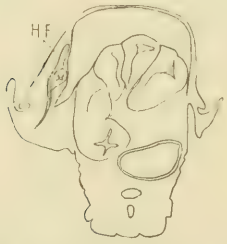
Lungendach unvollständig verwachsen. Unterseits verschmilzt die hintere, ausgezogene Basis mit dem Parenchym des Intestinalsackes in der Weise, daß eine Kommunikation mit dem venösen Blutlakunen im Bezirke der Leber ermöglicht wird. Die stark schematisierte Zeichnung und die Beschreibung STIASNYS von der Helixniere trifft nur z. T. auch für die Vitrinen zu und gibt doch die morphologischen Eindrücke, wie sie die Sektion darbietet, nicht genügend wieder.

Zunächst ist die Nierenbasis, die STIASNY als „verdünnte Wand, an der Stelle, wo sie Leber und Darm dicht anliegt", bezeichnet, in der Abbildung nur als stumpfeckig-eiförmiger Sack gegeben. In Wirklichkeit zeigt aber dieser Teil, ich möchte fast sagen, der Fuß der Niere, erstens eine charakteristische Gestalt wie Oberfläche, die bei den Vitrinen und vermutlich auch bei Helix durch das Hineinschmiegen zwischen Leber und untere Körperhaut — Diaphragma — konkav gewölbt ist. Zweitens ist hier die Wandung, die die sekretorische Oberfläche umgibt, so dünn, daß man die inneren Falten dieses Teiles genau erkennen kann. Sie zeichnen sich durch geringere Höhe und breite, blattartige Formen aus, stehen längst nicht so eng und hoch wie im vorderen Nierenteil. Die Nierenbasis ist eben als der funktionell nicht so ausgeprägte Teil zu betrachten, der noch eine kleinere Oberfläche, darum niedrigere Sekretionsfähigkeit, aber ein größeres, inneres Lumen hat (Textfig. 57, N_2 u. 59, *NiFa*). Die Falten des vorderen Nierenteiles sind ausgeprägt parallel zur Längsachse des Körpers gestellt, so daß man auf Querschnitten durch das Tier auch Querschnitte der Falten erhält (Fig. 60, 61 u. 63).

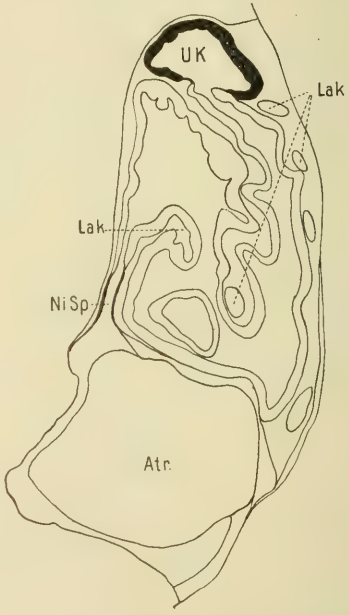
Zur Histologie der eigentlichen Nierenzellen habe ich, speziell nach den Untersuchungen von M. KRAHELSKA, nichts hinzuzufügen. Die lebensfrischen Zellen unter dem Deckglas im Zupfpräparat besitzen ebenfalls die Fähigkeit wie die Leberzellen, sich sofort kugelig abzurunden, wenn sie aus dem Zellverbande gelöst wurden. Die Kerne sind chromatinarm, der Nukleolus tritt aber deutlich hervor. Die Harnkonkremente in den Zellen sind selten Einzelindividuen von kristalliner Radialstruktur, sondern meist zu Zwillingen, Drillingen usw. verschmolzen. In frischem Zustande sind sie durchsichtig und von dunkelgelblicher Farbe. Bei SIMROTH (53) wird ihre Größe für V. pellucida auf 0,011 mm angegeben. Ich habe sie aber bei dieser Art bis 20 μ groß gefunden. Die Einmündung in den primären Ureter liegt als rundliches Loch in einer Scheidewand, die den Ureterkopf von der

Niere selbst scheidet, und zwar an der vorderen Spitze der Niere. Die Scheidewand wird durch das Parenchym gebildet. Die Ränder des Porus darin sind kräftig gebaut und leicht gerundet (Textfig. 65, *UK*). Der von Plate als Ureterkopf bezeichnete Anfangsteil des primären Ureters trägt ein hohes Zylinderepithel, auf dem ich jedoch die langen Zilien, wie sie bei der Limaxniere vorkommen sollen, nicht nachweisen kann, obwohl viele Präparate sehr lange Flimmerhaare an dieser Stelle vortäuschen. Weil ich aber in demselben Präparat, z. B. in der Nierenspritze oder auf den Kalottenzellen die Flimmern erhalten, im Ureterkopf fehlen sehe, so ist mit großer Sicherheit hieraus der Schluß zu ziehen, daß sie überhaupt fehlen.

Bei V. pellucida ist der Ureterkopf auffällig gegen den übrigen Teil des rückläufigen Schenkels erweitert (Textfig. 57, *UK*). Trotzdem ist aus physiologischen Gründen die Bezeichnung Harntasche für diesen Teil zu verwerfen, wie sie M. Krahelska noch gebraucht, weil niemals nach meinen Beobachtungen eine Ansammlung des Exkrements hier erfolgt. Ebensowenig überschreitet das exkretorische Zellgebiet den Porus zum Ureter-



Textfig. 64. Transversalschnitt durch Vitrina pellucida, weiter vorn, zur Demonstration der Harnfurche.



Textfig. 65. Transversalschnitt durch die Niere von Vitrina elongata.

kopf, wie Stiasny noch — wunderbarerweie — für Helix angibt. Von der Porusöffnung in der Scheidewand zwischen eigentlicher Niere und Ureter ab, dient der gesamte Ureter eben nur als Harngang. Er verengt sich nach oben bald wieder, macht den Bogen und erhält sich dann bei den Gebirgsvitrinen als sekundärer Ureter in

ziemlich gleichmäßiger Weite bis herab zur Kloake, wo er in einer für alle Vitrinen typischen Harnfurche, die sich bis an das Spirakulum selbst fortsetzt, ausläuft (Textfig. 64, *Hf*). Bei V. pellucida schwillt auch der sekundäre Ureter auf mittlerer Länge nochmals auf. Das Ende des geschlossenen Harnganges bildet ein sehr enger Porus, der eine kräftige zirkuläre Muskulatur besitzt wie die Analöffnung.

Der gesamte, primäre wie sekundäre Ureter ist bei V. pellucida vollkommen histologisch einheitlich gebaut. Das Epithel besteht in seiner überwiegenden Fläche aus Zylinderzellen, die vom Ureterkopf ab vielfach zu kubischen Größenverhältnissen abfallen, sich aber auf- und abschwellend auch wieder erhöhen, entsprechend dem Epithel der Magenwände. Die Zellen tragen nun durchgehends einen ganz niedrigen, plüschartigen Flimmerbesatz, den die Literatur für die Pulmonaten bisher nicht erwähnt (Tafel IV, Fig. 10). Diese Zellform ist im übrigen mit den Stern- oder Lamellenzellen Plates identisch, wie Flächenschnitte erkennen lassen. In dies Epithel sind nun wieder vom Ureterkopf ab bis zum Ende des sekundären Ureters die „Hauben- oder Kalottenzellen" Plates eingesprengt. Sie sind die einzigen Elemente im Ureter, die lange Zilien tragen und die man nach verschiedenen Richtungen, ureteraufwärts wie abwärts gebeugt sieht. Damit widerlegt sich schon von selbst Simroths Zweifel am Flimmerzellencharakter dieser Zellform, deren „Starrheit" meiner Ansicht nach durch keinen Grund gestützt wird. Den Basalkörper, den M. Krahelska in ihnen gefunden hat, habe ich nicht nachweisen können.

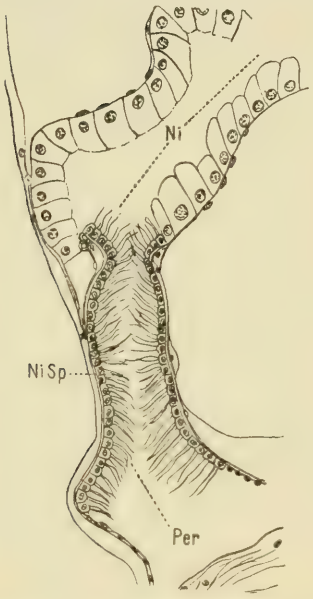
Die Kalottenzellen waren bisher nur für den sekundären Ureter konstatiert. — Am Ende dieses Ureterabschnittes treten ferner vereinzelte Schleimzellen aus dem Bindegewebe auf, die die Harngangwand durchbrechen, um ihr Sekret den Harnexkreten beizumischen, wie das in weit höherem Grade beim Darm und den Darmfäzes der Fall ist.

So bleibt uns morphologisch im Gebiet der Pallealorgane noch die Nierenspritze zu untersuchen. Sie liegt ventral an der Niere mit ihrer Längsachse quer zum Körper, so daß sie auf Transversalschnitten der Länge nach getroffen wird (Textfig. 65, *NSp*). Nur bei V. brevis ist die Niere soweit nach rückwärts geschoben, daß die Nierenspritze einen spitzen Winkel zur Längsachse des Körpers bildet und auf Querschnitten also schräg-quer geschnitten wird. Auf Totalpräparaten kann man sehen, daß die Einmündung

ins Perikard etwa auf der Mitte zwischen Vorhof und Kammer gelegen ist. In der Niere wie im Perikard begrenzen ein Paar wulstige Lippen die Einmündungsstelle. Für den histologischen Bau finde ich bei Simroth folgende drei Angaben:

1. Hohes Zylinderepithel,
2. wenig Zilien,
3. Zilien stets nierenwärts gerichtet.

Ich muß für Vitrina allen drei Angaben widersprechen. Ich habe in meinen sämtlichen Serien die Nierenspritze aufgesucht und stets nur ien ganz unscheinbares, niedriges, kubisches Epithel gefunden, wie es auch Beck für den Renoperikardialgang von Buliminus angibt. Die Kerne sind von länglicher Form und basal gestreckt gelagert. Der ganze Gang ist eine Bildung der Perikardialwandung, die in die Niere vorgeschoben ist.



Textfig. 66. Nierenspritze von Vitrina pellucida.

Ferner sind die Zilien auch relativ nicht dünn oder spärlich gestellt. Es entfallen auf eine Zelle mindestens zwei Flimmern (Textfig. 66) und sie sind nach ihrer Länge und Stärke überhaupt die größten, die ich auf Zellen des Vitrinenkörpers beobachtet habe.

Endlich gibt nicht bloß Simroth, sondern ebenso Meisenheimer für Helix pomatia, Beck für Buliminus an, daß die Flimmern der Nierenspritze stets nierenwärts gerichtet seien. Damit aber kommen wir auf die Frage nach der physiologischen Bedeutung des Organs überhaupt, das wohl als rudimentär für die Pulmonaten zu betrachten ist. Eine Angabe aber über seine Rolle im Kreislauf vermisse ich bei allen genannten Autoren. Ich selbst vermag darüber freilich auch nichts Wesentliches zu sagen. Jedenfalls aber finde ich im Perikard niemals Blut, wenn auch das Atrium oder die Kammer mit Blut gefüllt sind. Es kann also schwerlich der Niere durch diesen Gang arterielles Blut zugeführt werden. Ferner läßt sich aus einer Serie durch V. pellucida mit Sicherheit erweisen, daß die Flimmern der Nierenspritze perikardialwärts

gerichtet sind. Auf anderen Serien ist der nach der Niere gelegene Teil der Zilien nierenwärts, der nach dem Herzen gelegene perikardialwärts orientiert. Die bisherige Angabe hierüber kann also nicht mehr absolut aufrecht erhalten werden.

Die Zuführung des mit den Exkretstoffen beladenen Blutes in die Niere ist von Meisenheimer (26) klar genug beschrieben worden. Das Blut strömt aus dem dorsalen, linken Sinus in weite Gefäße aufgeteilt zu den in die Nierenfalten gesenkten Lakunen (Textfig. 65, *Lak*). Auf diesem Wege gelangt es in Berührung mit der Atemluft im Lungenraume und vermag so Sauerstoff aufzunehmen, der vermutlich für den Exkretionsprozeß nötig ist.

In der Höhe der morphologischen Ausbildung stehen also die beschriebenen Arten der Gattung Vitrina den uns bekannten höheren Heliciden wie den Nacktschnecken (Limax und Amalia) gleich, so daß wir jedes Moment primitiver Organisation in diesem Organsysteme vermissen.

X. Der Geschlechtsapparat.

Der Geschlechtsapparat der Vitrinen ist bisher am relativ genauesten gegenüber den anderen Organsystemen studiert worden, weil er bei seiner auffallenden Vielgestaltigkeit wie gewissen Primitivität innerhalb der Gattung das größte Interesse hervorrief und den meisten Anhalt für phylogenetische Beziehungen erlaubte. Weitgehende Untersuchungen, die eine Kritik möglich machten, stammen in erster Linie von Simroth (62) und in weitem Abstande von F. Wiegmann. Die Einzelsektionen von A. Schmidt (45) wie A. Lehmann, Moquin-Tandon u. a. haben daneben für unsere Zwecke eigentlich nur historischen Wert. Aber auch jene umfassendsten Studien von Simroth, die er im Anschluß an die Nacktschnecken über die Vitrinen unternommen hat und die, wie wir sehen werden, die weitgehendsten Verwandtschaftsmomente aufsuchen, können eine Vervollständigung im Einzelnen sehr gut vertragen, weil auch sie sich nur auf die Sektion als Untersuchungsmethode beschränken. Meines Wissens ist bisher nur eine Art auf Grund von Schnittserien genauer untersucht worden, und zwar V. pyrenaica-pellucida. Die Arbeit ist von P. W. Bowell 1908 in „The Irish Naturalist" veröffentlicht; doch sind hierin laut Simroth so grobe Verwechselungen, wie Pfeilsack mit Penis, Vas deferens mit Kopfarterie vorgekommen, daß sie für uns außer

Betracht fällt. Die Abbildungen, die bisher von den Geschlechtswerkzeugen existieren, sind größtenteils sehr klein, ohne Detail oder direkt falsch wie die Zeichnung der Genitalendwege von V. pellucida, die Simroth (62) gibt, und die auch in das neue Werk von Taylor (69) übergegangen ist. Danach liegt nämlich das Receptaculum außerhalb, während es in Wirklichkeit bereits mit seinem Ansatz am Atrium genitale zwischen Penis und Vagina liegt. Ferner ist eine Muskelhülle, die den Penis umgibt, nur auf halbe Länge gezeichnet.

Die Einteilung der Heliciden nach den Genitalien von Pilsbry ist für die Vitrinen nicht anwendbar, weil wir hier getrennte Entwicklungsreihen vor uns haben und nur einige Vertreter der Vitrinen auf Grund von Primitivkonvergenz in seine erste Gruppe, nämlich die Protogona, hineinpassen würden als Tiere ohne alle Anhangsdrüsen an den männlichen wie weiblichen Geschlechtsteilen.

Für die Betrachtung unserer Formen haben wir die folgenden zwei Vorbemerkungen nötig.

1. Die Untersuchungen von J. Brock (7) über die Entwicklung des Geschlechtsapparates der Stylommatophoren haben bewiesen, daß wir den Erwerb des Penis als sekundäre Bildung bei den Pulmonaten zu betrachten haben. Wir müßten die Entwicklung dieses Organs bei einer Gruppe mit primitiven Genitalien, also in verschiedener Höhe, und zwar proportional zur Mächtigkeit der weiblichen Teile, finden;

2. hält Simroth die Vitrinen für polyphyletisch und bringt sie in direkte Parallele zu den Helicarion- und Urocyclus-Arten nach dem folgenden Schema auf Grund der weiblichen Teile:

Ohne Pfeildrüse	Mit Pfeildrüse			Familie
Vitrina pellucida	Pfeildrüse frei	Mit Oviduct verbunden	Mit Penis verbunden	Vitrinidae
	V. nivalis, brevis, elongata u. a.	V. major V. Lamarkii usw.	V. diaphana u. a.	
Helicarion von Madagaskar	Helicarion von Kamerun	—	—	Helicarionidae
Atoxon, Dendrolimax, Phaneroporus	Comorina, Urocyclus	Trichotoxon, Bukobia	Buettneria	Urocyclidae

Er unterscheidet damit drei durch Anpassung an äußere Verhältnisse gebildete Entwicklungsstufen von Halbnacktschnecken.

1. Vitrinenstufe — kleinere Tiere — mäßige, feuchte Temperatur.
2. Helicarionstufe — größere Tiere — Tropenklima.
3. Urocyclusstufe — größere Tiere — Wüstenrand.

Wieweit diese Auffassungen nun für unsere Formen richtig sind, können wir erst nach der genaueren Untersuchung beurteilen.

Klar ist zunächst das eine! Wir können nach dem Besitz oder Mangel von Anhangsdrüsen zwei Gruppen unterscheiden:

1. Die Gruppe ohne weibliche Anhangsdrüse, besser Pfeildrüse, zu der sicher V. pellucida gehört.
2. Die Gruppe mit Pfeildrüse, zu der nach Simroth V. elongata, V. brevis und V. diaphana gehört.

Hier aber stoße ich bereits in der Literatur auf einen Widerspruch, der Simroth selbst betrifft.

In seiner Arbeit von 1890 (62) gehört nämlich V. diaphana zur ersten Gruppe, d. h. sie besitzt keine Pfeildrüse, die auch aus der dort gegebenen Abbildung keineswegs ersichtlich ist. Im Gegensatz wieder zu F. Wiegmann, der in seiner Arbeit von 1886 (71) eine freie Pfeildrüse für V. diaphana angegeben hat und wie ich in seinen Manuskripten nachprüfen kann, auch in den Skizzen zu den betreffenden Sektionen gezeichnet hat.

Zur Erklärung gibt es zwei Möglichkeiten. Entweder war die erste Wiegmannsche V. diaphana falsch bestimmt, was auch bei Simroth nach den Berichten von 1886/87 (56) vorgekommen ist, wo eine V. elongata für V. diaphana gehalten worden ist, oder es gibt wirklich so stark verschiedene Arten, die äußerlich V. diaphana gleichen und nichts mit V. elongata oder V. brevis zu tun haben. Das wird um so wahrscheinlicher, als einem so guten Kenner wie F. Wiegmann 1. schwerlich eine Verwechselung zwischen V. diaphana-Typus und V. elongata brevis-Typus passiert wäre; 2. vergleicht Wiegmann in seinen Notizen die Größe und Morphologie der Pfeildrüse von V. diaphana mit der von V. elongata und V. brevis, hatte also die Verhältnisse bei diesen Arten scharf im Auge und 3. beschreibt er einige Jahre später V. diaphana nach frischen Tieren aus dem Harze, die ohne Pfeildrüse waren, also von normalem Typus der echten V. diaphana. Die

dagegen ihm bei Abfassung seiner Veröffentlichung bekannte Art mit Pfeildrüse stammte aus Dinkelscherben in Bayern.

Der Widerspruch Simroths aber mit der eigenen Arbeit von 1890 wird sich, meines Erachtens, allein durch den Mangel genügender histologischer Untersuchung erklären lassen, weil Simroth keine Serienschnitte durch den Penis seiner V. diaphana gemacht hat. Wohl stellt Simroth bereits 1890 V. diaphana leicht isoliert, aber doch direkt hinter V. pellucida, und zwar als eine Gruppe, die er unter dem Charakter „mit Drüsenabschnitt am Penis" zusammenfaßt. Aber wir werden nachweisen, daß der Unterschied von V. pellucida nicht qualitativ ist und unter keinen Umständen die freie weibliche Anhangsdrüse, die „Pfeildrüse" und der „Drüsenabschnitt am Penis" homologisiert werden dürfen, was eben in der Arbeit von 1890 noch nicht, wohl aber in dem oben gegebenen Einteilungsschema (von 1906—10) geschieht. Weitere zweifelhafte Fragen werden wir noch zu berühren haben. Vorläufig ist hier das eine festzuhalten, daß V. pellucida und V. diaphana der Pfeildrüse entbehren, V. elongata und V. brevis sie besitzen.

Nach Simroths Pulmonatenbande in Bronns Klassen und Ordnungen (53) sind für die Vitrinen folgende Punkte charakteristisch:

1. Mangel eines Epiphallus.
2. Keine Spermatophorenbildung.
3. Kein Flagellum.

Allen gemeinsam aber sind die Elementarorgane des zwitterigen Gastropodengenitaltraktes, nämlich die Genitaldrüse, der Zwittergang, die Befruchtungstasche oder Vesicula seminalis, der Spermoviduct, die Eiweißdrüse, Vas deferens mit Penis, Receptaculum und Vagina. Für die Endwege ein gemeinsames Atrium genitale.

Was uns hier in erster Linie beschäftigen soll, ist die Differenzierung dieser Organe bei den einzelnen Arten.

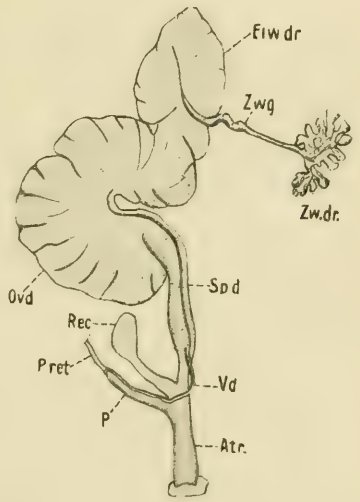
Wir beginnen die morphologische Beschreibung getrennt, und zwar mit V. pellucida.

Die Genitaldrüse liegt bei V. pellucida ganz entsprechend wie bei Helix, nämlich an der konvexen Innenseite der rechten Leber. Sie dringt mit ihren Follikeln bis auf etwa halbe Tiefe in die Leber ein, deren Läppchen sie allseitig umgeben. Präpariert man sie nun aus der Leber heraus, so erweist sie sich auch äußer-

lich nicht als geschlossene Masse wie die Drüse von Helix, sondern ist aufgeteilt in eine Anzahl lockerer Träubchen, deren jedes einen relativ langen Ausführgang besitzt. Diese ableitenden Schläuche schließen sich außerhalb der Leber zu dem stärkeren Zwittergang zusammen (Textfig. 67). Dem histologischen Aufbau, wie vor allem der zytologischen Entwicklung der Genitalzellen kann ich hier nicht großen Raum widmen.

Dem allgemein Bekannten über Histologie und Zytologie der Genitalzellen habe ich nur wenig hinzuzufügen:

1. ist zu sagen, daß sowohl die Ursamenzellen wie die Eizellen sich nicht aus einem besonderen Wandzellenbelag entwickeln! Sondern sowohl die indifferenten Zellen wie die, die sich zu Sexualzellen differenzieren, gehören demselben Epithel an, und zwar ist jede Zelle dieses Epithels fähig Sexualzelle zu werden, wie z. B. bei den Lamellibranchiern. Ich vermag nämlich nur folgende zwei Schichten zu unterscheiden.



Textfig. 67. Genitalien von Vitrina pellucida.

Die Follikel sind eingehüllt von einer bindegewebigen, lange, schmale Zellkerne führenden Membran. Auf dieser Basallamelle findet sich ein großkerniges, hochkubisches Epithel, das mit sinkender, geschlechtlicher Produktion schwindet. Aus seinem Bestande differenzieren sich die Ursamenzellen und die Eizellen, wie scheinbar auch die Follikelzellen und die Nährzellen für die Spermatiden. Die Ursamenzellen durch einen in arithmetischer Reihe verlaufenden Teilungsprozeß, die Eizellen durch Größenzunahme der einheitlichen Zelle. Und stets da, wo sich eine Eizelle ausgebildet hat, fehlen randwärts alle indifferenten Epithelzellen, weil eben diese als Nachbarn rechts und links von der heranwachsenden Sexualzelle auseinandergeschoben wurden.

Dieser epitheliale Wandbelag geht direkt in das Epithel der Ausführgänge über.

Über die zytologischen Verhältnisse der Sexualzellen gewinnt man die besten Einblicke durch lebensfrisch nach Schaudinn

fixierte Ausstrichpräparate, die vorteilhaft nach Heidenhain oder Rosenbusch mit Eisenhämatoxylin gefärbt werden.

Der animale Pol des Eies ist kenntlich durch eine helle, diffus gegen das überwiegende Deutoplasma abgesetzte Kernsaftzone, innerhalb deren der Kern oder das Keimbläschen liegt. Es ist von einer scharf begrenzten, dunkel färbbaren Membran umgeben, die dichter granuliertes Plasma und den Nukleolus oder Keimfleck umschließt. Bei ganz leichter Schrumpfung wird diese Membran noch deutlicher.

Dieser Nukleolus ist, wie sich aus Schnitten klar nachweisen läßt, auch keine Einheit, sondern an seinem inneren Rande liegt, häufig in einer ähnlichen Lage wie die Linse im Augeninnern, ein sekundärer Kernkörper in einer klaren Flüssigkeit. Der ganze, also der gesamte Nukleolus ist ebenfalls von einer stark gefärbten Membran umgeben. In toto erscheint es darum viel dunkler und undifferenziert gegen das Plasmagerüst des Keimbläschens, also des Kerns, in dem sich auch die von Beck erwähnten Chromatinbrocken finden, die manchmal dem Nukleolus anlagern, manchmal verstreut im Plasma liegen, während sich um den Kernkörper herum lauter Vakuolen stellen, die ihm basal als Bogen aufsitzen. Die Reifeteilungen machen die Eier, wie Meisenheimer sichergestellt hat, erst nach dem Verlassen der Drüse durch, im Gegensatz zu den Spermatozoen, die ihre ganze Entwicklung von der Ursamenzelle an über die Stadien der Spermatogonien und Spermatozyten, schließlich die Formenwandlungen der Spermatiden bis zum fertigen Samenfaden in der Genitaldrüse durchmachen. Die Zahl der Chromosomen scheint mir nach wiederholten Zählungen 24 zu betragen, jedoch fehlt die absolute Sicherheit, weil das Schnittpräparat hier nicht zwingend ist, und zu der Zeit, als ich die Ausstriche machte, die Spermatogenese bereits abgeschlossen war. Alle Vitrinen sind ausgesprochen protandrisch. Die Spermabildung ist von Prowazeck (37) u. a. so eingehend untersucht, daß ich hier nur zu rekapitulieren hätte.

Der Zwittergang verläuft unter der Körperhaut außerhalb der Lebermasse, an dem konkaven Rande nach vorn und erreicht bald die Eiweißdrüse, unter deren nach hinten auf den Magen und die Leber geschobenen Schild er sich zunächst verliert. Er ist bei V. pellucida nur ganz wenig geschlängelt und in der Regel nur leicht tordiert. Ebensowenig erweitert sich sein Lumen zu einer Art Spermaspeicher, wie wir ihn bei den anderen Formen kennen lernen werden. Sein Epithel im Innern ist ein kräftiges,

gedrungenes, äußerst regelmäßiges Zylinderepithel mit ziemlich langen Zilien und auffallend blassem Zellinhalt. Im Anfangsteil, der sich an die Zwitterdrüse anschließt, stehen die Flimmern nur auf zwei Leisten, die zwischen sich eine Rinne lassen, ähnlich wie es Beck für Buliminus angibt. Die Leisten schwinden jedoch bald und die Flimmerbedeckung wird allgemein. Außen ist der Gang von kräftiger Muskulatur bedeckt, die ihm einen schwach gelblichen Atlasglanz verleiht. Der weitere Verlauf des Ganges war bei allen Tieren, die ich von V. pellucida untersuchte und die eben im Spätherbst gesammelt worden waren, bereits stets von der Eiweißdrüse überwachsen, deren Volumen sich mit dem Nahen der Geschlechtsperiode auf ein Vielfaches des ursprünglichen vergrößert, wie ich an V. diaphana beobachten konnte, von der ich ein Tier im September fand und sezierte (Textfig. 20). Innerhalb der Eiweißdrüse folgt nun ein Teil des Zwitterganges, die Vesicula seminalis der älteren Autoren, die Befruchtungstasche Meisenheimers, die er als komplizierten, zylindrischen Körper beschreibt mit schlauchförmigen Ausstülpungen. Beck beobachtet bei Buliminus einen geräumigen Hohlraum mit einer Anzahl blindsackartiger Aussackungen. Über die prinzipiellen morphologischen Veränderungen, die hierbei mit dem Zwittergang zu dieser Ausgestaltung geführt haben, scheint von den vorstehenden Autoren keine Klarheit erzielbar gewesen zu sein, weil bei den von ihnen untersuchten morphologisch höherstehenden Formen die ursprünglichen Verhältnisse bereits zu sehr verwaschen sind. Hierfür läßt sich nun bei den Vitrinen eine Deutung gewinnen. Die Befruchtungstasche ist aus einem verwachsenen Knick des Zwitterganges, dessen Strecken sich also aneinandergelegt haben und verschmolzen sind, entstanden, denn der Querschnitt zeigt zwei Lumina, die nach dem freien Ende zu sich zu einem Lumen vereinigen, das den unteren eigentümlichen Blindsack bildet. Die reduzierten Wände der Innenseiten sind noch als Falten erhalten, die sich in das untere Lumen des leicht ausgebauchten Blindsackes fortsetzen und schließlich aufhören, so daß eine glattwandige, kurzzylindrische Höhlung entsteht. Das ganze Gebilde ist von dem gleichen Epithel wie der Zwittergang ausgekleidet. Oberflächlich ist es von einem auch bereits bei V. pellucida schon kräftigen Pigmentmantel eingehüllt, über dessen physiologische Funktion man zweifelhaft sein muß. Am ganzen Genitaltrakt des Tieres fehlt sonst eine Pigmentierung. Sie wird intensiver, sobald die Befruchtungstasche freier liegt, wie wir bei den anderen Arten

sehen werden. Daraus folgt, daß sie mehr vom Licht als von der Wärme abhängig zu sein scheint und meine Deutung geht darum dahin, daß das Pigment einen Lichtschutz für das reife Sperma bewirkt. In dem Blindsack der Vesikula habe ich niemals Eier, nur ganz vereinzelt etwas Sperma gefunden. In der Mehrzahl der Fälle war sie leer und machte einen stark geschrumpften Eindruck. Öfter waren darin Bakterien, nicht etwa degenerierte Spermatozoen, zu sehen.

Aus der Vesikula führt nach vorn ein kurzer, schmaler Kanal noch ganz vom Bau des Zwitterganges. Bald aber treten starke morphologische Veränderungen ein, die mit der Einmündung der Eiweißkanäle beginnen.

Die Eiweißdrüse ist bei den Vitrinen ein Organ von ganz ähnlicher Entwicklungskurve wie die Zwitterdrüse, d. h. auch hier zeigt sich eine strenge Beziehung zu der einjährigen Lebenszeit und einmaligen Geschlechtsperiode. An Tieren, die Mitte Oktober getötet wurden, sind die Kerne der Zellen, die die Drüsenschläuche auskleiden, noch groß und chromatinreich. Zu dieser Zeit wächst auch die Drüse noch ganz energisch, jedoch augenscheinlich weniger durch Zellvermehrung als durch die Ausdehnung der einzelnen Zelleiber, die bald von dem Eiweißsekret prall gefüllt erscheinen. Danach beginnen die Zellkerne der Drüsenzellen zu degenerieren und werden schließlich aufgelöst wie die Kerne der Speicheldrüsenzellen, so daß man nur noch vereinzelte, nicht mehr scharf umgrenzte Klümpchen an Stelle der früheren Kerne in den Zellen sieht. Am Ende dieser Entwicklung stellt dann die Eiweißdrüse eigentlich nur noch einen Speicher ihres Sekrets dar, das bei der Eiablage aufgebraucht wird. An einem Tier, das nach der Eiablage geschnitten wurde, fanden sich die Zellräume fast gänzlich geleert, in den Zellkernen, soweit sie noch vorhanden waren, war überall eine große Vakuole zu sehen. Auf der Höhe der Volumausdehnung bildet die Drüse einen schief dreieckigen, im Querschnitt gleichfalls dreieckigen Körper, dessen Basis die konkave Seite der letzten Windung teilweise beansprucht. Nach vorn schiebt sie sich weit über den Spermoviduk, nach hinten liegt sie Magen und Leber auf, nach links greift sie noch tief unter der Niere hinweg herüber. Die inneren Schläuche bedeckt ein kleinkerniges Plattenendothel. Sie mündet mit einem Haupt- und einem schwächeren Seitenkanal in den sich jetzt erweiternden Zwittergang, der von dieser Stelle ab selbst drüsiger Natur wird. Dieser Teil ist nach dem Volumen der mächtigste. Er ist als einheitlich zu rechnen bis etwa zur

Basis der vorderen Endwege, wo wir eine veränderte Ausbildung antreffen. Prinzipiell paßt er in das Schema vom Bau des Spermovidukts der zwitterigen Pulmonaten überhaupt, den Simroth durch den Vergleich mit zwei zusammengelöteten Rinnen charakterisiert. Es ist speziell der weibliche Teil des Genitaltrakts, der Uterus der älteren Autoren, der bei Vitrina so kolossal entwickelt ist, daß er als überwiegende Hauptmasse das sekundäre Cölom erfüllt. Beim Öffnen der Leibeshöhe von oben verdeckt er vollkommen alle anderen Organe.

Es sind nämlich in viel stärkerer Weise als bei Helix die Wände in wulstigen Aussackungen und blindsackartigen Falten aufgetrieben, die sich sowohl der Länge wie der Quere gebildet haben, um genügenden Platz zu finden (Textfig. 12, 47, 67). Sie umschließen oberhalb auf beiden Seiten den Ösophagus und drängen sich nach hinten in die Auskehlungen der Eiweißdrüse hinein.

Die verkürzte Achse, die mit der Prostata zusammenfällt und den Spermovidukt, wie bei Helix, gewöhnlich einseitig aufgekraust erscheinen läßt, liegt hier nicht am Außenrande, sondern in der Mitte des Ganzen, weil sich die gefalteten Massen auch nach unten herumlegen. Die Dicke der Wandungen ist die mächtigste im ganzen Körper von den histologisch einheitlichen Bildungen, die ein Lumen umschließen. Das innere Epithel des rings ausgestülpten Lumens entspricht noch zunächst dem des Zwitterganges, als dessen Fortsetzung es zu betrachten ist. Es ist eine niedrige, kubische Zellschicht, die durchgehends Flimmern trägt, obgleich sie sich nur in seltenen Fällen nachweisen lassen. Die abnorme Dicke der Wandungen aber ist durch blasige, drüsige Parenchymzellen bedingt, die ganz unregelmäßig nach Form wie Anordnung in mehreren Schichten hintereinander geschachtelt sind, doch alle mit dem inneren Lumen kommunizieren. Die Zellgrenzen erscheinen als ganz feines, unregelmäßiges Linienwerk gebrochener Geraden mit vielen Knicken und Winkeln. Das Plasma hat eine ausgesprochen wabige Struktur, der Kern ist im Verhältnis zur Zelle sehr klein und ziemlich basalständig. Die Sekretionsphasen erfolgen nicht gleichzeitig, sondern verteilt und dadurch erhält das ganze Gebilde im Schnitt ein marmoriertes Aussehen, weil die sezernierende Zelle sich intensiver färbt als die, die sich in Ruhe befindet. Das Sekret ist sehr fein. Die größten Elemente sind kugelige Tröpfchen, die sich mit Eisenhämatoxylin bräunen. Histologisch scheinen diese Zellen den Eiweißzellen der

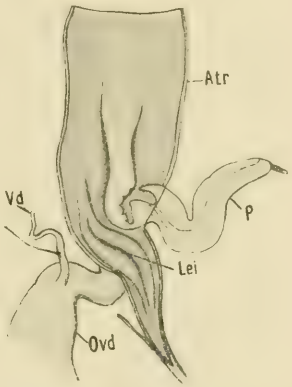
Eiweißdrüse am nächsten verwandt zu sein, denn sie entstehen aus einer gemeinsamen Anlage in dieser Gegend beim jungen Tier und ebenso finden sich bis zu gewisser Grenze Übergänge an der Stelle, wo der Zwittergang aus der Eiweißdrüse heraustritt und sich zum Spermovidukt erweitert. Das Sekret dient augenscheinlich dazu, die weiteren Häute für das Ei nach der Eiweißumhüllung zu bilden, denn an den ungeheuer prägnanten Sekretionsvorgängen bei der Kopula sehe ich diesen Teil nicht beteiligt.

Der Leitungsweg für die Geschlechtsprodukte erscheint auch hier in dem weiten Lumen nicht schematisch festgelegt, so daß man auf dieser Höhe Ei und Samenrinne nicht scharf unterscheiden kann, zumal ich nie weder Eier noch Samen in diesem Bezirke gefunden habe. Wohl scheint sich auch bei V. pellucida die Samenrinne ziemlich eng an die Einmündung der Prostatakanälchen, die Drüsentubulus und Lumen verbinden, anzuschließen. Aber diese Rinne ist äußerst seicht und die Prostata ist besonders im hinteren Teile so wenig entwickelt, daß eine Differenzierung in zwei Halbröhren erst weiter vorn, kurz vor dem Abgang des Vas deferens charakteristisch wird. Dort nimmt dann auch die Wandung ein anderes Aussehen an. Die blasigen Drüsenzellen rücken zusammen, sind kleiner und haben einen größeren kräftigeren Kern. Das innere Epithel erhöht sich und spaltet sich und die Zellen sitzen mit kräftigen Flimmern versehen als kubische Köpfe den Drüsenzellen auf. Die Prostatatubuli nehmen an Zahl zu, und die Samenrinne gliedert sich durch eine überragende Leiste von dem Eileiter ab. Die Abtrennung wird bald vollkommen, indem die Leiste mit der Gegenwand verwächst und dadurch das Vas deferens abgeschnürt wird. Die eigentliche Vagina, also der Teil, gerechnet vom Abgang des Vas deferens bis zur Basis des Blasenstieles, ist ärmer an Drüsenzellen und das Wimperepithel schwächer. Mit der Annäherung an das Genitalatrium aber buchtet sich die Vagina auf der Seite des Blasenstiels ein, so daß eine tiefe, faltige Rinne entsteht, die nach dem Blasenstiellumen hinüberführt. Das Epithel erhöht sich mit ziemlich jähem Übergange zu stark bewimperten Zellen, die mit niedrigen abwechseln, so daß ein geschwelltes Polster entsteht.

Das Receptaculum.

Das Receptaculum seminis oder die Bursa copulatrix nach Simroth — Simroth versteht unter Receptaculum die Vesicula seminalis oder Befruchtungstasche — dient bekanntlich zur Auf-

nahme des bei der Copula vom Partner übertragenen Samens. Sie zeigt bei V. pellucida ausgesprochene Kochflaschenform mit einem mäßig schlanken wie langen Halse (Textfig. 67, *Rec.*). In der Jugend, vor der Kopulation, ist der Endteil, die eigentliche Blase schmal, gestreckt und eichelförmig zugespitzt. Die Basis oder ihre Ansatzstelle am Atrium liegt, wie bereits erwähnt, zwischen Vagina und Penis und nicht außerhalb, daß die Vagina in der Mitte läge, wie die bezügliche Zeichnung Simroths fälschlich darstellt. Bei der Sektion bemerkt man zwei wulstige Leisten (Textfig. 68, *Lei*), die im Atrium beginnen und sich im Lumen des Stiels auf seinem Grunde nach unten verlaufen. Die histologische Untersuchung zeigt, daß sie rein epithelialer und nicht drüsiger Natur sind. Es sind sehr stark überhöhte, kolbenförmige Zellen, die, auf schmalen Stielen sitzend, mit den verbreiterten Köpfen eine Wölbung bilden. Ihre Funktion wird wohl mechanisch gedeutet werden müssen. Weiter im Blasenstiel hinab, etwa auf der Hälfte seiner Länge, verschwinden diese Leisten und das Epithel geht in die hohen, breiten, gleichmäßigen Zylinderzellen der Samenblase über. Wimpern fehlen vollständig. Dafür aber vermögen diese Zellen zu sezernieren. Nach verschiedenen Autoren soll das Sekret zur Auflösung der Spermatophorenhülle, nach anderen zur Beimischung ins Sperma dienen. Nun ist bei diesen Randzellen auch bei Vitrina eine deutliche Sekretion zu beobachten, und zwar scheinen es eiweißartige, dickflüssige Stoffe zu sein. Eine Spermatophore aber wird bei der Gattung Vitrina überhaupt nicht gebildet, sondern der Same wird flüssig in einem Schleimballen übertragen, der keine geschlossene Form besitzt. Simroth sieht in diesem Mangel einer Spermatophorenbildung eine Anpassung an die feuchte Umgebung. Ich möchte es eher für ein ursprüngliches Merkmal halten, und die Spermatophorenbildung für eine Anpassung an geringen Feuchtigkeitsgehalt der umgebenden Luft, weil das die höher differenzierte Form, das Leben in feuchter Umgebung dagegen, unseres Wissens, ein primärer Zustand ist, der eben keine positive, hier überflüssige Anpassung nötig machte. Das Sekret des Wandepithels kann



Textfig. 68. Die geöffneten Genitalendwege von Vitrina pellucida.

also bei Vitrina nicht als Lösungsmittel für Spermatophorenhüllsubstanz, sondern viel eher als Konservierungsmittel für das Sperma gedeutet werden. Die Spermaballen, die man kurz nach der Copula noch meist einheitlich in der Blase vorfindet, sind nur unvollständig von einer dünnen Schleimschicht umgeben, die besonders im hinteren Teil des Ballens vollständig fehlt. Dort zieht sich nämlich die Masse in der Regel zu einem Strang aus, der noch im Blasenstiel liegt und nur aus Samen besteht. Hierher aber kann das Sekret der Wandzellen gar nicht gelangen, so daß auch die unvollständige Hülle des vorderen Tropfens nur als mitgerissener Schleim zu erklären ist. Das Bindegewebe, das die Blase umgibt, entbehrt aller Drüsen. Es finden sich in der Hauptsache nur netzartig gekreuzte Muskelfasern. Dagegen ist der obere Teil des Blasenstiels und besonders der Grund unterhalb der Leisten mit einem starken Drüsenmantel belegt, deren Sekret, wie wir sehen werden, bei der Copula dazu dient, diesen Eingang zum Blasenstiel, in den der Penis des Partners zu liegen kommt, geschmeidig zu machen.

Die Bedeutung des Receptaculums als Aufnahme- und Aufbewahrungsbehälter für das Sperma ist aber damit noch nicht erledigt. Durch neue Befunde bei V. pellucida muß die wichtige Frage nach dem Ort der Eireife und Befruchtung in eine neue Diskussion gezogen werden.

Die ersten, sicheren Aufschlüsse hierüber verdanken wir Meisenheimer (27). Die Resultate gelten für Helix pomatia, ihre weitere Gültigkeit muß erst bestätigt werden, hat aber große Wahrscheinlichkeit für sich. In dieser Arbeit weist Meisenheimer nach, daß die Reifeteilungen des Eikerns nach dem Verlassen der Zwitterdrüse in der Befruchtungstasche oder Vesicula seminalis erfolgen, wo auch die Befruchtung stattfindet. Alle Tatsachen stimmen gut zusammen.

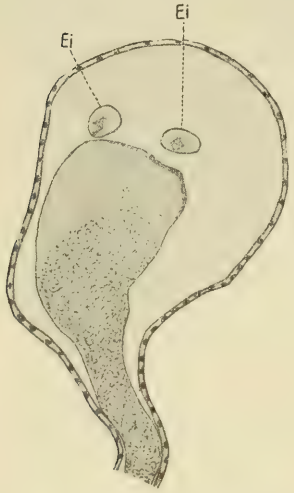
Die Tiere sind protandrisch. Jedes Tier, das zur Kopulation kommt, nimmt fremdes Sperma in sein Receptaculum auf, das dort solange aufbewahrt wird, bis das eigene Sperma aus den Geschlechtswegen verschwunden ist. Zu dieser Zeit ist dann die Eireife erreicht und die Eier können befruchtet werden, ohne der Gefahr der Selbstbefruchtung zu begegnen. Die Sicherheit wird vergrößert, weil nach Meisenheimer der bei der Copula übertragene Same vermutlich noch unreif, also zur Befruchtung untauglich ist und erst im Receptaculum des Partners seine Reife erlangt. Nun liegen aber die Eier im Zwittergang und der Vesikula,

das fremde Sperma im Receptaculum. Und hier fehlt ein Glied in der Kette der exakten Beobachtung, das schwer zu erbringen ist. Bisher galt nämlich die Vesikula als ein Behälter, eigenes Sperma zu reservieren, um im Falle, daß das Tier nicht zur Kopulation kommt, noch die Selbstbefruchtung der Eier zu ermöglichen. Meisenheimer nimmt nun an, daß es fremdes Sperma ist, was die Vesikula schließlich füllt und sagt hierzu auf p. 493 des betreffenden Bandes selbst: „. . . es ist eine Lücke, daß ich nicht die Spermatozoen auf ihrem Wege von der Endblase des Receptaculums bis an das obere Ende des Oviduktes zu verfolgen vermochte, wo ja die eigentliche Befruchtung der Eier stattfindet. Die einzige Möglichkeit ist die, daß sie am Stiel des Receptaculums hinabwandern, die Vagina passieren und der Flimmerrinne, welche als Fortsetzung des Vas deferens in der Wandung des Oviduktes gelegen ist, folgend nach oben steigen." — . . . „Die unmittelbar vor und während der Eiablage stattfindende Befruchtung erfolgt im obersten Abschnitt der weiblichen Leitungswege, und zwar an der Übergangsstelle von Zwittergang und Ovidukt." Nach der Zeichnung Meisenheimers ist das eben das Divertikel der Befruchtungstasche, in der Sperma und Eizellen gemischt durcheinanderliegen. Der Vorgang des Hinaufwanderns der Spermatozoen in dem Blasenstiel und der Samenrinne des Oviduktes bietet praktisch auch keine Schwierigkeiten und ist sehr wohl denkbar. Und unnatürlich wäre es, wollte man behaupten, daß die von Meisenheimer festgestellte Befruchtung als mit eigenem Sperma, also als Selbstbefruchtung, aufgefaßt werden könne. Denn die Fremdbefruchtung ist fast allgemein die Regel, die Autogonie fast immer eine zwangsweise Anpassung.

Für Meisenheimers Auffassung sprechen ebenfalls die sekundären Verbindungen zwischen Receptaculum oder Bursa und der Befruchtungstasche, die bei einzelnen Clausilien und individuell bei Helixiden vorkommen.

Um so erstaunter war ich darum, als ich in einer Schnittserie durch die Genitalien einer V. pellucida, die nicht lange nach einer Kopulation getötet worden war, die folgenden, merkwürdigen Verhältnisse vorfand. Zwittergang, Befruchtungstasche, Ovidukt und Samenrinne waren vollkommen leer. Die Bursa oder das Receptaculum war dagegen mit einem frischen Spermaballen gefüllt, der noch zum Teil im Blasenstiel steckte und nach vorn den Boden der Blase noch nicht erreicht hatte. Unterhalb der Spermamassen aber, in dem also freien Raum der Blase, lagen mehrere

Eier, von denen zwei deutlichst je eine Richtungsspindel und Polstrahlung zeigten (Textfig. 69). Leider läßt die unvollkommene Fixierung nicht genauere zytologische Angaben zu. Es ist also nicht zu sagen, ob es sich um die Bildung eines Richtungskörpers, also eine Reifungsphase, oder um die Kernspindel mit den beiderseitigen Kernsegmenten, deren Zahl wieder 24 zu betragen scheint, handelt. Letzteres wäre also eine Phase bereits nach der Befruchtung. Im Deutoplasma sind außerhalb der Spindelsphäre noch dichtere, chromatinähnliche Elemente sichtbar, die jedoch nicht genau zu identifizieren sind.



Textfig. 69. Rezeptakulum von Vitrina pellucida mit 2 Eiern und einem Spermaballen.

Das Wesentliche des ganzen Befundes liegt aber nicht in in der letzten Klärung jeder zytologischen Feinheit in diesem Falle, sondern im folgenden:

1. Wir finden reife oder eben befruchtete Eier an einer Stelle, wo sie bisher noch nie beobachtet wurden.
2. Das Receptaculum ist der Ort, wohin bei der Copula, wie ich beweisen kann und bereits für andere Arten sichergestellt ist, das fremde Sperma primär ergossen wird.
3. Die Eier müssen durch den Blasenstiel, und zwar zeitlich vor dem Spermaballen, der noch von der später erfolgten Kopulation her, den Eingang verstopft, in die Blase gelangt sein. Eine andere Verbindung zum Genitaltrakt existiert nicht.
4. Ein zufälliges Verirren der Eier bei der Eiablage schließt sich daraum aus, weil sie dann bereits die Hüllschichten, die Eiweißdrüse und Ovidukt bilden, besitzen müßten.
5. Keine Beobachtung an allen anderen Serien spricht dafür, daß die Befruchtung sich in anderer Weise vollzieht.
6. Es läßt sich durch Messung feststellen, daß das Lumen der Befruchtungstasche überhaupt zu enge wäre, um reife Eier von Vitrina aufzunehmen, im Gegensatz zu Helix pomatia, wo nach Meisenheimers Zeichnung wenigstens einige Dutzend Eier und Spermamassen nebeneinander

Platz finden. Die lichte Weite der Vesikula beträgt nämlich 50 μ. Der größte Durchmesser reifender Eier, in der Zwitterdrüse gemessen, 60 μ.

Es scheint mir hier eine Entwicklung mit höherer Differenzierung wie Verschiebung der Befruchtungsstelle vorzuliegen, in der Vitrina pellucida entschieden den niedrigeren Platz einnimmt. Der ursprüngliche Ort der Eibefruchtung scheint wirklich die Bursa oder das Receptaculum zu sein. Denn nur so vermag ich die Einrichtungen zu verstehen, die Simroth (53) anführt und zum Zwecke der Selbstbefruchtung deutet.

Sie finden sich sämtlich bei primitiven Pulmonaten. Es sind:
bei den Vaginuliden — eine Verbindung zwischen Bursa (Rezeptakulum) und Samenleiter;
bei Zonites und einigen Testacellen ein Kanal zwischen Penis und Bursa.

Was hätten nun die Kommunikationen für Zweck, wenn bei diesen Arten nicht die Bursa der Ort der Befruchtung wäre? Und zwar handelt es sich in diesen Fällen um Selbstbefruchtungsmechanismen, denn sonst würde die Verbindung der Bursa mit den Leitungswegen des eigenen Samens unverständlich.

Die erwähnte Einrichtung bei einzelnen Clausilien und individuell bei Heliciden (Atavismus!), nämlich ein Kanal zwischen Bursa und Vesikula erscheint in der Perspektive als eine Art anatomischer Mittelstufe. Ebensogut ließe sich freilich die letzte Bildung als progressiv gegen Helix pomatia z. B. auffassen, als Vereinfachung des Leitungsweges zwischen dem alten und neuen Ort der Befruchtung. Bei Vitrina ist der Blasenstiel weit, die Blase relativ sehr geräumig, die Vesikula dagegen sehr klein. Bei Helix pomatia liegen die Dinge gerade umgekehrt.

Trotzdem nun bei V. pellucida die Tatsachen so stark dafür sprechen, daß die Eier in der Bursa befruchtet werden, müssen die daraus folgenden weiteren Annahmen starken Zweifel begegnen. Es wäre nämlich nötig, daß die Eier wieder in den oberen Teil des Ovidukt, zum mindesten aber in die weiblichen Leitungswege gepreßt würden, wo die Eihüllen erst gebildet werden. Dieser Gedanke hat aber offenbar seine große Schwierigkeit, denn wenn von Spermatozoen auch solch Emporwandern in ähnlicher Form allgemein bekannt ist, fehlt für solch Hin und Her von Eiern doch jeder Beleg, so daß man nicht einmal zu einem Analogieschluß Berechtigung hat. In gleicher Weise läßt die topographische Lage-

rung der drüsigen Teile des Ovidukts, die die Eihüllen zu bilden haben, diese Art des Befruchtungsvorganges vorläufig unnatürlich erscheinen, solange nicht tatsächliche Beobachtung uns anders belehrt.

Aus den gegebenen Daten bleibt die ganze Frage noch ungelöst, die Sachlage ungereimt.

Dabei aber behalten die angeführten Tatsachen doch ihre beweisende Kraft und dürfen nicht als anormaler Fall etwa ignoriert werden.

Es wäre nun ferner einmal experimentell zu untersuchen in welcher Weise sich die Selbstbefruchtung bei isoliert erzogenen Schnecken vollzieht. Daß sie vorkommt, ist durch Künkel bei Limaciden und Arioniden experimentell erwiesen. Daß sie auch in der Freiheit eine Rolle spielt, dafür sprechen die oben genannten Einrichtungen bei Vaginuliden, Zonitiden und Testacellen und noch beweiskräftiger folgende Tatsachen nach Simroth (53):

> Bei der tropischen Form von Agriolimax laevis ist gelegentlich Ausfall des Penis beobachtet.
>
> Bei Raublungenschnecken Wegfall der Reizorgane.
>
> Bei gewissen Heliciden ist der Epiphallus, in entgegengesetzter Richtung in ganzer Länge mit dem Penis verbunden, so daß der Penis nicht mehr ausstülpungsfähig sein soll.

Und man darf ferner nicht vergessen, daß auch in der Annahme der Meisenheimerschen Darstellung des Gesamtaktes Schwierigkeiten liegen.

Sie fordert nämlich das keineswegs belegte restlose Ausstoßen des eigenen Samens vor der Überwanderung der fremden Spermatozoen aus der Bursa in die Vesikula, wenn anders die Kopulation nicht vollkommen überflüssig erscheinen soll. Es wird sich nun nie absolut beweisen lassen, ob Spermamassen in der Vesikula vom selben Tiere, wo sie bei Ausfall der Kopula zur Selbstbefruchtung reserviert gehalten wurden, stammen oder von einem Artpartner. Das Funktionieren der Fremdbefruchtung in der Vesikula setzt also ein zuverlässiges Arbeiten der Protandrie voraus, und das Vermögen des Organismus, nach einer Kopulation respektive nach der Kopulationsperiode allen eigenen Samen entfernen zu können, bevor der fremde überführt wird.

Damit steht aber in Widerspruch, daß V. pellucida noch kopuliert, während sie bereits Eier ablegt, was ich durch Beobach-

tung feststellen konnte. (Ebenso finden sich in der Vagina, nicht in der Samenrinne, bei einem in der Copula fixierten Tiere Spermatozoen.) Es wird damit für meine Auffassung immer wahrscheinlicher, daß wir es bei der ganzen Frage mit einer anatomischen, nicht phylogenetischen Entwicklungsweise zu tun haben, in der der ursprüngliche Ort der Fremdbefruchtung die Bursa ist, worauf so manche nach den Genitalien primitive Pulmonaten, wie eben die Vitrinen hindeuten. Die Eier, die in ganz kleinen Posten abgesetzt werden, könnten dann in dem unteren Ende der Vagina durch eine zeitlich verschiedene Sekretion der drüsigen Teile ihre Hüllen empfangen. Und erst bei anderen, wie höheren Formen erfolgt eine Verschiebung der Befruchtungsstelle nach dem oberen Teile des Genitaltraktes, wo zuerst die Vesikula noch zu klein und gering entwickelt ist, daß sie nur als Samentasche dienen kann und im Vorbeigleiten die Eier befruchtet werden analog den Einrichtungen bei höheren Insekten. Ständen nicht die bei V. pellucida gemachten Befunde dagegen, so würde ich für Vitrina diese Deutung in Anspruch nehmen. Es wäre als letzte Möglichkeit, den abnormen Befund aufzuklären, nicht ausgeschlossen, daß die Eier im Receptaculum von V. pellucida gar nicht vom Tier selbst, sondern von dem Begattungspartner stammen, wo sie bei der Spermaentleerung zufällig aus der Zwitterdrüse mitgerissen worden sind. Aber auch das ist nur eine Annahme, denn der Gegenbeweis fehlt. Ebensowenig kann ich die Deutung Meisenheimers für diesen Fall berechtigt finden.

Er vermutet, daß das Tier sich in der Eiablage befand und gleich danach kopulierte, was bei Vitrinen vorkommt, und daß so Eier, die in den unteren Endwegen lagen, zufällig mit dem Spermaballen in das Receptaculum geschoben worden sind. Es fehlen den Eiern aber ja die Hüllen, die es besitzen muß, um abgelegt werden zu können! Die sozusagen modernsten oder jüngsten Heliciden, wie Helix pomatia, bieten endlich die gegenwärtig vollkommenste Ausbildung der Vesikula als Befruchtungstasche.

Vas deferens und der Penis.

In Bronns Klass. und Ordg., Mollusca, Bd. III, Pulmonata von Simroth (53) findet man folgende Angabe:

Der Penis von V. pellucida, der aller Drüsen und Reizorgane ermangelt, zeichnet sich durch eine äußere Muskelscheide aus, die bis zum Eintritt des Samenleiters heraufreicht. Eine seitliche

Wulst mag als Glans dienen; dazu untere Reizpapillen, von ähnlicher Chondroidstruktur wie die Zähne der Oncidiiden.

In Taylor (69) lautet die knappe Beschreibung: The vas deferens soon after leaving the conjoined ducts is bent upon itself and also runs parallel with and close to the penis theath, to which it is closely bound by a thin muscular sheath; the penis sheath is apparently formed by a simple thickening of the vas deferens, but its lumen is not central, being nearer the outer wall, and distally is of a glandular structure, separable into an upper and a lawer portion, the vas deferens entering at the point of junction, the upper glandular section and omesided swelling kannot be explained as a flagellum as the retractor is affixed at that point.

Das sind die wesentlichsten Angaben, die darüber existieren. Sie bedürfen verschiedener Erweiterungen wie Korrektur.

Der Penis liegt stets rechts außerhalb auf der Oberseite der Genitalien. Bei Tieren, die noch nicht kopuliert haben, ist er tief und fest in die Oberfläche der Oviduktwülste eingebettet (Fig. 88). Der Samenleiter geht erst relativ spät vom Ovidukt ab, so daß die Vagina sehr kurz wird. Er läuft auf der Innenseite des Winkels, den Vagina und Penis miteinander bilden, herauf bis zur Basis des Atriums. Hier ist ringförmig um die Penisbasis der bei Simroth wie Taylor erwähnte Muskelschlauch angeheftet. Das Vas deferens tritt an seiner unteren Grenze in ihn ein, so daß man bei der Sektion zunächst glaubt, er eröffnete sich bereits in das Penislumen selbst. Öffnet man dagegen die Muskelhülle oder untersucht Schnitte, so erkennt man, wie der Samenleiter eng parallel der eigentlichen Penisscheide bis zu deren oberen Ende verläuft und erst an deren Pol mit jähem Knick um 180° in diese eintritt. Dieser Knick legt sich bei der Kopulation natürlich in eine Gerade. Der histologische Aufbau des Samenleiters ist ziemlich gleichförmig, seine Gestalt ebenfalls nur ganz wenig differenziert. Kurz nach der Abschnürung vom Ovidukt erweitert sich sein Lumen etwas, doch nicht charakteristisch genug, um diesen leicht verdickten Teil etwa als Patronenstrecke zu bezeichnen, wo sich das für eine Kopulation gewöhnliche Maß von Sperma ansammelt. Vor dem Eintritt in den Penis verengt sich der Schlauch wieder, um dann vollkommen glatt und ebenmäßig in erstere überzugehen. Die innere Wandung ist wie der oberste Teil der Samenrinne, bereits von Flimmerepithel aus ziemlich hohen Zellen ausgekleidet. Der untere Teil ist in der verdickten Region von äußerst kräftiger Zirkulärmuskulatur umgeben. Diese nimmt nach oben hin ab und

an ihre Stelle treten teilweise zahlreiche, einzellige Schleimdrüsen, die sich, je näher der Penis selbst kommt, immer mehr vermehren.

Der Penis ist in der Regel ein kolbiger, gegen den Helixtypus gedrungener Körper, dessen grobe innere Morphologie im Taylor ganz richtig geschildert wird, während Simroths kurz zitierte Notiz darüber nur teilweise zutrifft. Er ist durchweg drüsiger Natur, deren großzellige Elemente in einem bindegewebigen Netzwerk, durch das auch Muskelfasern, jedoch nur spärlich, kreuzend liegen. Die Drüsenzellen liegen in mehreren Schichten unregelmäßig hintereinander und ergießen ihr Sekret, das stets die schon beschriebenen, stark färbbaren Körnchen enthält, ausschließlich in das innere Lumen, das bei der Copula ja oberflächlich im weiblichen Teile zu liegen kommt. Auch das Epithel dieses Lumens, ein mittleres Zylinderepithel, vermag zu sezernieren, in analoger Weise wie die Wände des Receptaculums. Ein eigentliches Schwellgewebe, das die Wände des Penis selbst auftreiben könnte, vermag ich nur in ganz geringer Entwicklung am vollkommen reifen Organ, das schon zur Copula gedient hat, festzustellen. Simroths Angabe, die sich meines Erachtens schon im eigenen Text etwas widerspricht, finde ich darum nicht bestätigt, denn die Drüsen überwiegen bedeutend und Chondroidgewebe fehlt, wie gesagt, fast ganz. Von Chondroidbildungen, wie bei den Oncidiiden, läßt sich vollends nichts auffinden. Wohl aber ist die Wandung im ganzen verschieden. Auf einer Seite ist sie gleichmäßig stark von der Basis bis zur Penisspitze. Ihr gegenüber aber verdickt sich das Gewebe zu einem hohen, gewölbten Polster, das mit freier, breiter Spitze zungenförmig im oberen Teile endet. Es ist das der Teil, den Simroth als vermutlich der Glans gleichwertig bezeichnet. Durch ihn wird das Lumen auf die Seite gerückt und das ausgestülpte Penis muß dann eine unsymmetrisch-säbelförmige Gestalt haben.

Das oberste Stück, etwa ein Sechstel der Gesamtlänge, ragt über die locker umhüllende Muskelscheide hinaus. Auch dieser Teil ist vollkommen drüsiger Natur und zur Hälfte an seiner Spitze, zum anderen Teile an dem Knie des Samenleiters faßt der Penisretraktor an, der quer über den Ovidukt oberhalb hinweg an der Grenze zwischen diesem und der Eiweißdrüse hinab zum Kolumellarmuskel läuft, mit dem er aber nur ganz unvollkommen verschmilzt. Schon F. Wiegmann hat auf diese Tatsache als auf ein immerhin primitives Merkmal aufmerksam gemacht.

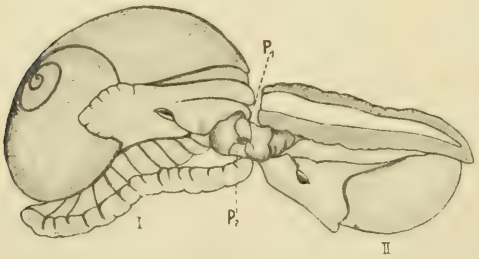
An der Basis des Penis geht das drüsendurchsetzte Gewebe, das hier nur muskelreicher wird, in den drüsigen Grund des Blasenstiels und allgemein ins Genitalatrium über.

Hier befindet sich, zwischen Penis und Blasenstiel, ein winziges Divertikel von ca. 0,3 mm Länge. Es ist mit auffällig hohen, schmalen Zylinderzellen, ganz wie der Blasenstiel, ausgekleidet und entbehrt jeder sonstigen Differenzierung. Nichts weist darauf hin, ja seine Lage widerspricht dem, daß wir es als ein Rudiment der Pfeildrüse, die wir bei V. elongata und brevis kennen lernen, aufzufassen haben.

Das Genitalatrium ist ein kräftiger, breiter Schlauch, der sich hinten verbreitert und ca. 1 mm Länge besitzt. Seine Wände sind von kräftigen Muskelfasern durchkreuzt und deren Maschen, im vollkommenen Gegensatz zu Simroths Angabe, mit schlauchförmigen Drüsen dnrchsetzt, die morphologisch ganz und gar den Eiweißdrüsen der Haut gleichen (Taf. IV, Fig. 11). Sie öffnen ihre Hälse durch das flimmerlose Epithel der Wandung ins Innere des Atrium, das bei der Copula ebenfalls nach außen gekehrt wird. Zwischen Atrium und innerer Leibeswand spannen sich Muskelbündel, die als sekundäre Retraktoren zu wirken vermögen.

Die Kopulation von V. pellucida.

Es gelang mir in einem Falle, eine Kopulation von V. pellucida zu fixieren und die anatomischen Verhältnisse zu untersuchen. Die gegenseitige Stellung der Tiere ist in Textfig. 70 wiedergegeben. Im Leben war Nr. 2, das kleinere Tier, nicht so stark dorsal übergedreht. Wie schon aus dieser ersten Abbildung ersichtlich ist, ist das ganze Genitalatrium bis zu seiner unteren Wurzel in der Körperwand blasenartig ausgestülpt.



Textfig. 70. Kopula von Vitrina pellucida.

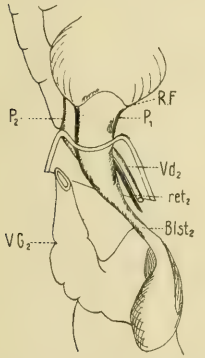
Durch Sektion legte ich nun bei dem kleineren Tier den inneren Situs frei und erhielt dadurch das Bild (Textfig. 71). Wir sehen den Penis des Partners im unteren Teile des Blasenstiels von Tier 2 (73).

Rechts neben Blasenstiel$_2$ verläuft der Retraktor$_2$ und das Vas deferens$_2$ vom Penis$_2$, der durch Penis$_1$ verdeckt wird. Die Peniswurzeln gegen das Atrium markieren sich durch eine leichte Ringfalte (Textfig. 71 *RF*).

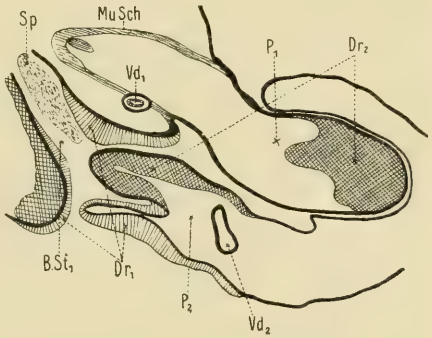
Genaueren Aufschluß gewährte sodann die Schnittserie, die auf der Höhe der Zwitterdrüse, von hinten her beginnend, zunächst transversal bis zur Höhe des Bursastiels durch Tier 1 angefertigt wurde.

Der letzte Teil, der die Verkettung der Kopulationsorgane direkt faßte, wurde sagittal geschnitten, um ein Längsprofil des ausgestülpten Penis zu bekommen.

Die oberen Teile des Genitaltraktus waren von dem Kopulationsvorgang nicht merkbar beeinflußt. In dem Ovidukt und der Samenrinne von Tier 1 lagen noch spärliche Spermamengen, ver-



Textfig. 71. Situs des Penis in den Geschlechtswegen des Partners.



Textfig. 72. Schnittbild der gleichen Verhältnisse mit Berücksichtigung der Drüsenverteilung.

mutlich ein Überschuß des nötigen, in den Partner zu überführenden Samens. Tier 2 hatte das Sperma bereits in das Receptaculum$_1$ ergossen. Vorn trug der Ballen eine stärker gefärbte Schleimkappe, der ganze hintere Hauptteil war flüssig-hüllenlos.

Das meiste Interesse boten die Sagittalschnitte. Ich gebe ein Situsbild in Textfig. 72, das aber leider nicht alle Verhältnisse zeigt.

Am Penis wird nur der drüsige, eigentliche Peniskörper ausgestülpt. Die ihn umhüllende Muskelscheide bleibt gestreckt im eigenen Atrium liegen (*MuSch*). Das Vas deferens öffnet sich nicht zentrisch-polar in der Penisspitze, sondern die Öffnung wird durch das beschriebene, unsymmetrische Drüsenkissen leicht nach hinten

an die Seite gerückt. Der Penisretraktor reicht natürlich mit dem Samenleiter bis an jene Mündungsstelle. Die Vagina öffnet sich frei neben dem vom Penis belegten Blasenstiel, ohne jedoch irgendwie aktiv beansprucht zu sein. Alle beteiligten, drüsigen Gewebe zeigen nun das von mir jemals beobachtete Maximum sekretorischer Tätigkeit.

Die Sekretion verteilt sich auf Epithelzellen und die schlauchförmigen, großen Bindegewebszellen, die das Penisinnere erfüllen und die Ränder des Atriums besetzt halten. Ich habe in Textfig. 72 die sezernierenden Zonen durch verschiedene Schraffierung unterschieden. Die einfache Schraffur bezeichnet Epithel-, die gekreuzte Bindegewebszellen.

Die Maximalproduktion von Epithelzellen findet am inneren Rand des Blasenstiels, wo dieser an die Basis des eigenen Penis grenzt (Or_1), statt. Hier übertrifft die Höhe der Sekretsäulen, die größtenteils noch über ihren Abscheidungszellen stehen, die Zellhöhe selbst um das Vier- bis Fünffache.

Ähnlich mächtige epitheliale Sekretion besteht auch auf der Seite des Penis, die dem Drüsenpolster abgekehrt ist und bei der Kopulation scheinbar dauernd gegen den äußeren Rand des Blasenstiels zu liegen kommt. Hier sezerniert dafür der Randbelag des Blasenstieleingangs weniger, so daß sich Penisoberfläche und Blasenstielwand wechselseitig ergänzen. Daß gerade hier am Blasenstieleingang die Schleimabscheidung überhaupt am stärksten ist, ist ja ohne weiteres verständlich.

Das Sekret der Drüsenzellen im Penis und letztem Teil des Samenleiters und das der Epithelzellen ist verschieden. Ersteres hat eine vollständige Übereinstimmung mit dem der Schleimzellen der Körperhaut, soweit hier der Vergleich nach gemeinsamer Schnittdicke, Fixierung und Färbung eine Kritik gestattet. Die Abscheidung der Epithelzellen dagegen ist eine stärker lichtbrechende, fett- oder glykogenähnliche Substanz, die kurz nach dem Austritt aus der Zelle sich noch färbt, weiter entfernt ein goldgelbes, emulsionartiges Aussehen besitzt, ähnlich den Fermenttröpfchen in Speicheldrüse und Leber.

Durch diese ungeheure Tätigkeit der Drüsenzellen innerhalb einer relativ kurzen Zeit erschöpft sich nun ihr Vermögen so sehr und merklich wie das jedes Gewebes im tierischen Körper nach außergewöhnlicher Leistung. Untersucht man einen Penis histologisch ganz kurz nach der Kopulation, so findet man die Zellräume dürftig, blaß und fast leer, die Zellkerne haben an Größe

bedeutend abgenommen und ihre kräftige, runde Form ist zeitlich zu einer gelappten, unregelmäßigen Gestalt verkümmert.

V. diaphana Drap. **V. diaphana affinis-Lauchagrund** (Wgm.).

Die Genitalien dieser ersten Vitrine vom Osthang des Inselsberges entsprechen nach dem Vergleich mit den bisherigen Angaben Simroths wie F. Wiegmanns so denen der typischen V. diaphana, die Simroth nach Exemplaren aus dem Auwald bei Leipzig, F. Wiegmann nach Material aus dem Harze bekannt geworden sind, daß ich auch das Exemplar, was ich untersuchen konnte, als Normaltypus für V. diaphana beschreiben kann.

Die Vitrine Wiegmanns aus dem Lauchagrunde unterscheidet sich nur ganz geringfügig nach den Genitalien von ersterer. Ich vermute, daß sie F. Wiegmann nur darum so aufgefallen ist, weil er sie nach den Artvertretern aus Bayern, die eine Pfeildrüse besaßen und die eventuell falsch bestimmt waren, untersucht hat.

Als Haupteigentümlichkeit für den Typus des Genitaltraktes von V. diaphana ist eine starke Entwicklung der männlichen Teile zu bemerken, der die weiblichen nicht gefolgt sind. Alle Unterschiede, die sie etwa gegen V. pellucida bietet, lassen sich unter dieses Generalmerkmal unterordnen (Textfig. 73 u. 74).

Ich gebe der Kürze wie Übersichtlichkeit wegen die Differenzen wie Parallelen mit V. pellucida in einzelnen Punkten.

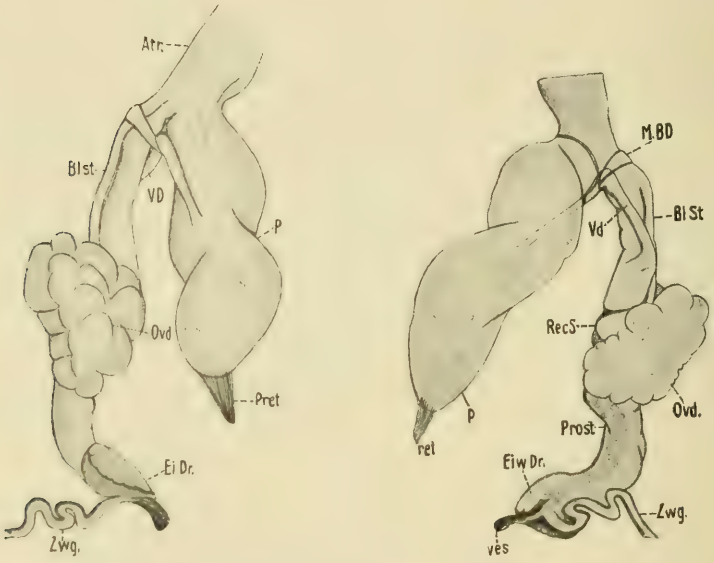
Die Zwitterdrüse hat die nämliche Lage und den gleichen Bau.

Der Zwittergang ist relativ länger und stärker geknäuelt.

Ihm sitzt als langer, säbelförmig gebogener Blindsack mit kolbig verdicktem Kopfe die schwarz pigmentierte Vesikula auf. Sie ist größer, so daß sie auch bei voll entwickelter Eiweißdrüse noch aus dieser hervorragt. Die Pigmentierung ist am freien, nicht bedeckten Ende am intensivsten. Ich vermochte sie an dem einen Stück, das mir vorlag, leider nur auf Sagittalschnitten zu untersuchen. Sie besteht im Prinzip wieder aus zwei nebeneinander liegenden Lumina, die an der Spitze durch einen Kanal kommunizieren. Am unteren Ende bildet der Zwittergang noch ein scharfes Knie, das als Tasche in die Mündung der ausgezogenen, eigentlichen Vesikula ragt. Hier würden Eier Platz finden können. Die oberen Schläuche der Vesikula sind mit einem mittleren Zylinderepithel mit sehr langen Flimmern ausgekleidet. Oberhalb, an der Verbreiterung des Spermoviduktes, der zunächst noch als einheit-

licher Spalt wie ein Sinus gebuchtet ist, mündet die Eiweißdrüse mit zwei Gängen ein.

Sie war bei dem Tier im September noch außerordentlich klein (Textfig. 73). Histologisch bot sie nichts Besonderes. Anders der Ovidukt. Er ist von der Höhe der Eiweißdrüse ab, auf der ersten Hälfte rings von kurzen, schlauchförmigen Drüsenzellen umlagert mit großen, runden Kernen, wie wir sie bei V. pellucida in seinem unteren Teile kennen lernten. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß sich diese Zellen noch zu den großen, blasigen Zellen, die die dicken Wandungen bei V. pellucida zusammensetzen, mit beginnender Geschlechtstätigkeit differenzieren. Das



Textfig. 73 u. 74. Genitalien von Vitrina diaphana.

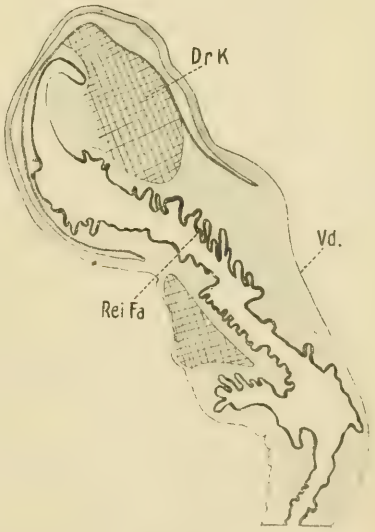
untersuchte Tier zeigte nur auf der Mitte des Ovidukts unregelmäßig blasige Auftreibungen der Wandung, die histologisch den Verhältnissen bei V. pellucida entsprachen.

Die Prostata reicht bis an die Eiweißdrüse hinauf und ist nach der Zahl ihrer Tubuli wesentlich mächtiger. Dazu ist auch die Samenrinne, in die das Prostatasekret aus den Tubuli in starken, flimmernden Kanälen in Abständen mündet, von Anfang an charakteristisch ausgebildet. In den Tubuli fallen gewisse Zellen zwischen den normalen Drüsenzellen auf, die größer sind, abgerundete Form und einen chromatinarmen Kern haben. Es scheinen mir Drüsenzellen auf einer Ruhephase zu sein.

Der Samenleiter gliedert sich etwa auf gleicher Höhe wie bei der vorigen Art vom Ovidukt ab und verläuft ebenfalls unter der Achsel, die Penis und Vagina miteinander bilden. Er wird auf der Biegungsstelle durch ein zartes Muskelband (*MB*) gehalten. Der rechte Ommatophorenretraktor kreuzt direkt zwischen Vagina und Penis hindurch (Fig. 20). Die Basis des Blasenstieles liegt nicht zwischen Vagina und Penismündung, sondern außerhalb neben der Vagina. Der Blasenstiel ist länger, die Endblase relativ klein.

Der Penis beansprucht die breiteste Ansatzstelle am Genitalatrium. Er muß durch seine stattliche Größe im Verhältnis zu den anderen Teilen auch sonst sofort ins Auge fallen. Histologisch wie morphologisch besitzt er einen komplizierteren Bau als der von V. pellucida. Simroth hat in der Arbeit von 1890 (62) eine Abbildung von ihm gegeben, die aber, nach einem Totalpräparat angefertigt, nicht alle Verhältnisse richtig darstellt.

Im Schnitt läßt sich sofort ein vorwiegend muskulöser unterer Abschnitt und ein oberer drüsiger Teil unterscheiden. Das Vas deferens mündet nun nicht, wie Simroth und Wiegmann angeben, auf halber Länge in ihn ein, wie es nach der Eintrittsstelle von außen scheinen möchte. Ebensowenig aber auch polar wie bei V. pellucida, sondern etwa auf vier Fünftel seiner Länge geht es in einem Winkel, den das distal gelegene Drüsenkissen gegen die übrige innere Oberfläche bildet, in das innere Lumen über. Ich gebe in Textfig. 75 einen halbschematischen Durchschnitt. Das ganze Organ erwies sich bereits im September vollkommen entwickelt, vor allem in der Sekretionsfähigkeit seiner Drüsen. Das beweist, wie mächtig die protandrische Entwicklung der der weiblichen Teile, wie besonders der Eiweißdrüse, vorauseilt.



Textfig. 75. Schnitt durch den Penis von Vitrina diaphana.

Die stark muskulösen Wandungen seiner Basis verschmälern sich distal und umgeben die obere Hälfte als eine freie, lockere Muskelhülle, die sich jedoch am Ende blindsackartig schließt und hier mit dem breiten, kräftigen Retraktor verwächst, der mit seiner Hauptmasse aber an dem inneren, drüsigen Kopf des Penis selbst angreift.

Diese Sachlage macht es aber wahrscheinlich, daß die Muskelhülle, die starke Längsbündel hat, einmal sich an der Ausstülpung aktiv beteiligt wie schließlich selbst mitausgestülpt wird, was bei V. pellucida nicht der Fall war.

Die innere Oberfläche, ein Zylinderepithel, ist in viele krause Falten gelegt, die im Querschnitt den Eindruck von Zotten machen (Textfig. 75).

Im unteren Teile ist es überall von kleinen einzelligen Schlauchdrüsen unterlagert, deren Sekret häufig zwischen den Epithelzellen eine Blase bildet, so daß diese auseinandergetrieben werden. Zwischen peripherer Muskelwand und innerem Epithel ist ferner hier ein charakteristisches Schwellgewebe entwickelt, das auch die Leistengebilde durchsetzt, die bei der Erektion sicherlich als Reizkörper wirken. Hier hat Simroth auch einen Kranz von Zähnen gesehen, den er in seiner Abbildung des Penis (62) einzeichnet. Ich treffe ähnliche Gebilde, die in zwei Reihen übereinander einseitig entwickelt sind und aus reinem Chondroidgewebe bestehen. Sie kommen also als besondere Differenzierung dieser Region zu der als Reizkörper wirkenden Fläche hinzu. Der distale Teil des Penis ist von einem mächtigen Lager riesiger Drüsenzellen eingenommen, die auf der gewölbten Fläche des erwähnten Kissens sämtlich ausmünden. Sie sezernieren in feiner Tröpfchenform eine stark lichtbrechende Flüssigkeit, die mit dem Sekret der großen runden Zellen in der Penisspitze von V. pellucida identisch zu sein scheint, soweit hier die ganz verschiedene Fixierung ein Urteil erlaubt. Aber auch morphologisch gleichen sie jenen, die nur etwas kleiner sind. Zu beiden Seiten des Kissens trägt das Epithel starke Flimmern, die einen geregelten Abfluß bewirken sollen.

Die Tatsache nun, daß wir diesen Drüsenabschnitt im Penis schon in geringerer Mächtigkeit bei V. pellucida antreffen, wie wir ihm in ganz ähnlicher, nur quantitativer Differenz bei V. elongata und V. brevis begegnen werden, zeugt dafür, daß er in keinem Falle als sekundäre Anhangsdrüse bezeichnet, noch viel weniger mit der Pfeildrüse homologisiert werden kann.

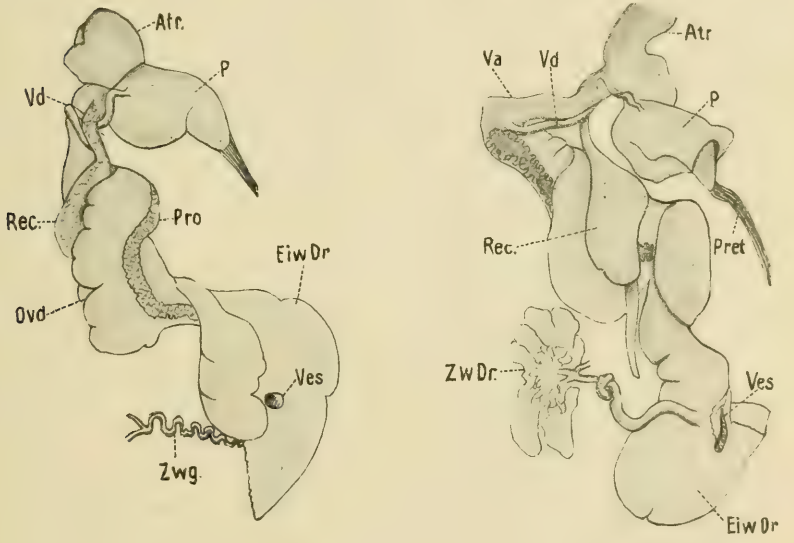
Erstens wird sich die Pfeildrüse histologisch verschieden erweisen.

Zweitens besitzen ja V. elongata und V. brevis die Pfeildrüse und damit schließt sich definitiv aus, in dem Drüsenabschnitt des Penis noch ein Homologon zu jener zu sehen.

Als wesentlichen Charakter für V. diaphana fanden wir also die maximale Entwicklung der männlichen Teile unter den Vitrinen überhaupt.

Für die Vitrina Wiegmanns aus dem Lauchagrund finde ich nun in dessen eigenen Notizen, die mir vorliegen, überhaupt keinen Unterschied in den Genitalien von der typischen Art.

Die Erklärung für Wiegmanns Annahme, es handle sich um eine neue Art oder Form, sehe ich darin, daß er die Vitrine aus



a b

Textfig. 76a u. b. Genitalien von zwei verschiedenen Typen von Vitrina diaphana aus dem Lauchagrund.

dem Lauchagrund zeitlich nach den angeblichen V. diaphana aus Bayern (mit Pfeildrüse!) und vor den Artvertretern aus dem Harze kennen lernte.

Ich bilde zwei Genitaltrakte von Tieren aus dem Lauchagrunde, die ich selbst sammelte, ab. Textfig. 76a stammt von einer großen, grauen, Textfig. 76b von einer kleineren, dunkelschwarzblauen V. diaphana. Beide Tiere sind an genau derselben Stelle nebeneinander gefunden.

Wir erkennen zwei Unterschiede:

Beim ersten Tier umschlingt das Vas deferens die Vagina, was bei der Normalform nicht der Fall ist. Die Samenblase (Bursa) ist etwas kürzer und bei dem grauen, also in der Hautfärbung helleren Tiere pigmentiert. Beim zweiten Tier, mit dem großen Pigmentreichtum der Haut, fehlt das Pigment auf dem Receptaculum. Damit ist nebenher wieder ein Moment für meine Deutung der Pigmentfrage bei Landgastropoden gegeben.

Bei dem zweiten Tier verläuft der Samenleiter normal, dagegen nicht die Muskelscheide am Penis nicht geschlossen zur Spitze. Vielleicht eine Folge wiederholter Copula?

Die Schnittserien durch die entsprechenden Tiere boten nichts Neues.

Beide Formen differieren offenbar geringfügig von der Normalform. Am stärksten die erste, bei der der Samenleiter die Vagina umschlingt. Die Unterschiede bleiben aber so klein, daß nicht einmal mit Sicherheit eine lokale Varietät daraus zu machen ist.

Vornehmlich aber ist festzuhalten und zu betonen, daß die V. diaphana affinis F. Wiegmanns nach dem, was ich aus seinen Manuskripten entnehmen kann, sich nach den Genitalien nicht von der Normalform unterscheidet.

Schalenform, Färbung und Größe aber, auf die Wiegmann meines Erachtens zu großen Wert legte, sind zum mindesten bei den Vitrinen stets unsichere Faktoren.

Die Formen mit Pfeildrüse.

V. elongata. V. brevis.

Am genauesten konnte ich die erste Art untersuchen, von der mir genügend frisches Material, verteilt auf verschiedene Jahreszeiten, zur Verfügung stand. Die Exemplare von V. brevis waren durch langes Lagern in hohem Alkohol für die Sektion nicht recht geeignet. Auf den Schnittserien zeigte sich, daß sie vor der Fortpflanzungsperiode gesammelt waren. Darum wird sich leider der Vergleich nicht in allen Teilen gleichmäßig scharf durchführen lassen.

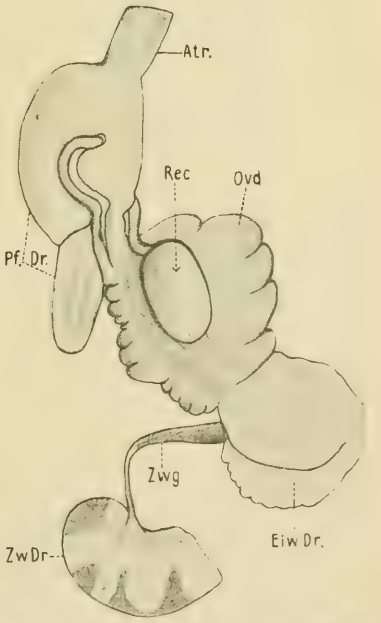
Das Hauptinteresse für diese Formen dreht sich bei Simroth vornehmlich, wie aber auch bei Wiegmann um den für beide Arten charakteristischen Appendix am Genitaltrakt, die von Simroth vielleicht mit genetischer, sicher nicht physiologischer Berech-

tigung als Pfeildrüse bezeichnete Anhangsdrüse. Die bisherige Ungeklärtheit der Sachlage, bedingt durch ungenügende Untersuchung, macht es nötig, daß auch unsere Hauptbeschreibung und Diskussion diesem Organe gilt.

Im wesentlichen richtige Abbildungen des gesamten Genitaltraktes sind für V. brevis und V. elongata von Simroth (62) gegeben worden. Speziellere, die sich vor allem auf die Anhangsdrüse von V. elongata beziehen, gab F. Wiegmann (71). Skizzen für beide finden sich in seinen Manuskripten.

Wir beginnen die Beschreibung der mannigfachen Unterschiede gegen V. pellucida wieder mit der Zwitterdrüse. Angreifbar bleibt dabei freilich die Tatsache, daß man „vermutlich" heterogene Elemente, also Arten, die nicht monophyletischen Ursprungs sind, überhaupt vergleicht.

Die Zwitterdrüse ist bei beiden Arten ein festgeschlossener Körper mit nur leichten Kerben, nicht traubiger Form. Die einzelnen Acini der Drüse liegen also kompakt zusammen. Außerdem ist sie nach ihrer relativen Größe so entwickelt, daß die reduzierte rechte Leber nur noch als ein partieller Belag aus wenigen dünnen Läppchen den massigen Körper der Genitaldrüse bedeckt (Textfig. 77, *ZwDr.*).



Textfig. 77. Genitalien von Vitrina elongata.

Der Zwittergang ist ungeschlängelt und ungeknäuelt. Das ist jedoch kein Artmerkmal, denn nach den Wiegmannschen Skizzen wie eigenen Beobachtungen kommt auch ziemlich starke Schlängelung als lokale Kontraktionserscheinung vor, was vermutlich ganz allgemein gilt.

Der Gang läuft an dem Kolumellamuskel entlang nach vorn und kreuzt vor dem Magen nach links hinüber zur Eiweißdrüse.

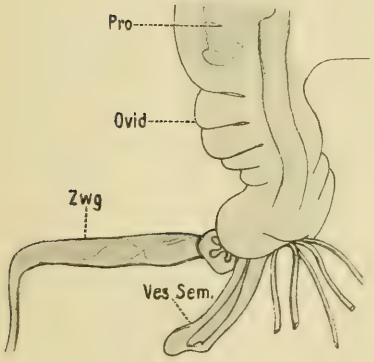
Er beginnt als dünner, schlanker Kanal, der sich bald erheblich verbreitert. Diesen erweiterten Teil findet man in der Regel zur geeigneten Zeit, im November etwa, mit Sperma gefüllt und ich möchte ihn darum auch, wie Beck bei Buliminus, als Speicher des Samens auffassen. Er ist davon prall gefüllt bis ins Gebiet der Vesikula, wo die morphologischen Verhältnisse ziemlich kompliziert werden.

Soweit nämlich, wie das Sperma lagert, ist er auch histologisch symmetrisch gebaut. Ein einfaches Flimmerepithel kleidet das Kanallumen aus, das äußerlich von Ring- und Längsmuskulatur bedeckt ist. An der Stelle, wo das Sperma aufhört, faltet sich das innere Epithel zu sechs gleichmäßigen Leisten zusammen; darauf biegt der ganze Gang scharf nach vorn um. Die inneren Epithelzellen erhöhen sich allgemein mit einer durchgehenden Erweiterung des Lumens. Von den sechs Falten bleibt keine mehr sichtbar. Dagegen bildet die vom Atrium kommende Samenrinne des Ovidukts hier oben eine hohe, überhängende Leiste aus, die sich schnell zu einem enghalsigen Blindsack, der eigentlichen Vesikula von V. elongata, abschnürt. Die Vesikula ist also ein direkter Appendix der unteren Samenrinne und durch die hohe, kammförmige Leiste wird es offenbar den eigenen Geschlechtsprodukten unmöglich gemacht, in die ihrer Bewegungsrichtung entgegengesetzte Vesikula abzuirren. Diesem Blindsack aber, der mit Sperma gefüllt war und einen einheitlichen, geraden Zylinder darstellte, liegt ein zweiter mit weiterem Lumen auf, der direkt mit dem Anfang des Ovidukts oder dem Ende des Zwittergangs kommuniziert. Beide Blindsäcke sind längs miteinander verwachsen, jedoch besteht keine direkte Verbindung zwischen ihnen. Der zweite Blindsack vermag nach seinen Größenverhältnissen wohl als Stapelplatz für mehrere reifende Eier zu dienen (Textfig. 78). Ob es dazu gebraucht wird, bleibt freilich die Frage. Höchstwahrscheinlich dagegen ist für V. elongata die Annahme, daß die Eier beim Vorbeigleiten am Hals der eigentlichen Vesikula durch das hierher geleitete fremde Sperma befruchtet werden und danach in dem gerundeten Sinus, in den die Eiweißdrüse mündet, die erste Hülle gebildet wird.

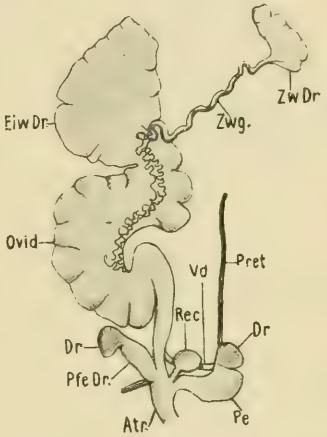
Die entsprechenden Teile bei V. brevis sind noch nicht entwickelt, trotzdem in der Genitaldrüse bereits Eier von ansehnlicher Größe liegen und die Samenbildung in vollstem Gange ist. Die Eiweißdrüse besteht oft aus einem konzentrierten Zellkomplex weniger Tubuli, der Ovidukt läuft als schmaler Kanal, in dem aber

Samenrinne und eigentlicher Ovidukt durch eine hohe Leiste scharf geschieden sind, wie bei V. elongata nach vorn, begleitet von einer äußerst kümmerlichen Prostata. Nach den Skizzen Wiegmanns scheint aber auf der Höhe der Geschlechtsreife resp. Tätigkeit des Ovidukt gerade so aufgetrieben, die Prostata ebenso entwickelt zu sein wie bei V. elongata zur entsprechenden Zeit (Textfig. 79).

Nach vorn verengt sich der Ovidukt, der immerhin die starken Ausbuchtungen, die wir bei V. pellucida kennen lernten, nicht



Textfig. 78. Zwittergang und Vesikula derselben Art.



Textfig. 79. Genitalien von Vitrina brevis.

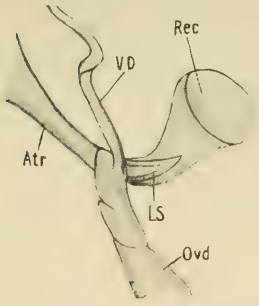
erreicht, zu einem schlanken Halse, von dem relativ früh das Vas deferens abgeht. Die Samenblase sitzt bei V. brevis an der normalen Stelle zwischen Vagina und Penis dem Atrium auf. Bei V. elongata ist die Mündung des Stieles noch in die Vagina selbst geöffnet (Textfig. 80).

Das Lageverhältnis dieser Teile gebe ich in Textfig. 81 wieder. *LL* bezeichnet die zwei Leisten, die wir bereits aus dem Blasenstiel von V. pellucida kennen. Histologisch bietet der Genitaltrakt bis hierhin nichts Eigentümliches gegen die anderen beschriebenen Arten.

Eigentlich erst jetzt, auf der Höhe des Atriums, zeigen sich die Hauptdifferenzen, die durch die Anhangsdrüse = die Pfeildrüse bedingt sind.

Rechts nach außen gliedert sich ans Atrium der Penis an, auf der linken Seite mündet die akzessorische große Drüse.

Der Penis ist nach dem Typus von V. diaphana gebaut. Es fehlt jedoch am distalen Teile die muskulöse Hülle, so daß das Drüsenende, nur durch eine feine Bindegewebsmembran zusammengehalten, frei in der Leibeshöhle lagert. Dies Drüsenpolster setzt sich auch nach unten bis weit in das Atrium hinein als eine mächtige Zunge fort. Distal ist seine Spitze in das innere Penislumen herumgeschlagen; das ausgestülpte Organ hat also vermutlich eine größere Länge als in zurückgezogenem Zustande.



Textfig. 80. Morpholog. Beziehung zwischen Vagina und Rezeptakulum bei Vitrina elongata.

Der Samenleiter mündet wie bei V. diaphana unterhalb des obersten Drüsenkopfes ein. Schwellgewebe vermisse ich ganz.

Der allgemeine Drüsenzellenreichtum ist aber um so größer.

Trotzdem ist ein gewisser Rückgang des Penis als selbstständiges Organ unverkennbar.

Das prägt sich am schärfsten bei V. elongata aus.

Es fehlt ein eigener Retraktor. Das ganze Organ ist deutlich bereits in die Aktionssphäre der Atriummuskulatur hineingezogen.

Das Atrium wird durch eine von seinem Dach vorspringende Leiste, die nach hinten bald den Boden des riesig ausladenden Raumes erreicht, in zwei Abteilungen geschieden. Der rechte Bezirk wird von den Mündungen der primären Genitalendwege eingenommen, den linken beansprucht die Pfeildrüse. Am Eingang in den Blindsack finden sich radiär gestellte, zottenartige Leisten, die aus der Wandung vorspringen und wie ein niedriger Tentakelkranz vermutlich das ausgestülpte Organ umgeben, wie Blütenblätter einer Blüte dagegen im ruhenden Zustande das innere Lumen zu schließen vermögen.

V. brevis stellt die morphologisch niedrigere Stufe gegen V. elongata dar. Wir wollen sie darum zuerst betrachten. Äußerlich erscheint sie als ein Blindsack von ganz ähnlicher Gestalt wie der Penis. Man sieht eine untere muskulöse Scheide, aus der ein freies oberes, drüsiges Ende hervorragt. Die muskulöse Scheide ist eine direkte Fortsetzung der Atriumwände. Sie ist ein einfacher Schlauch, dessen freier Rand in sein eigenes Lumen eingestülpt und hier mit der eigentlichen Pfeildrüse verwachsen ist, so daß

diese in dem Schlauche durch die Funktion der Muskeln vorwärts und rückwärts bewegt werden kann, je nachdem sich die Fixpunkte der Muskulatur verlegen (Textfig. 81). Die Verwachsung erfolgt etwa auf dem vordersten Drittel der Gesamtlänge des inneren Drüsenkörpers. Den Kopf dieses Drüsenkörpers bildet eine durchbohrte Papille aus längsgestellten und ziemlich streng radiär angeordneten Parenchymzellen, die nur an ihrem oberen Pole, als dem oberen Rande, der die zentrale Öffnung begrenzt, ganz wenig kutikularisiert sind.

Textfig. 81. Schematischer Sagittalschnitt durch die Pfeildrüse von Vitrina brevis.

Darüber bedeckt die ganze Papille noch das niedrige Zylinderepithel der Atriumwandung. Die Drüse stellt im Längsschnitt einen gedrungenen vasenförmigen Körper dar. Den Kopf der Vase bildet die durchbohrte Papille. An dem eingeschnürten Hals fassen die Wände des Atriums an.

Unverständlich bleibt darum Simroths Angabe, der in der Arbeit von 1890 (62) von einer Hornpapille am Pfeilsack von V. brevis spricht und ferner auf S. 631 seines Pulmonatenbandes (53) von einem Cuticularrohr auf der Papille, durch welches das Sekret entleert wird.

Nun ist es zwar fraglos, daß durch die durchbohrte Papille das Sekret der direkt dahinterliegenden Drüsenzellen abgeführt wird, ein verhorntes Cuticularrohr aber fehlt V. brevis durchaus und die Angabe kann eigentlich nur auf einer Verwechselung beruhen, falls die Untersuchung genügend genau war.

Vollkommen unverständlich aber ist mir Wiegmanns Beschreibung, der in seiner Publikation von 1886 (71) sagt, daß die weibliche Anhangsgenitaldrüse sich als lappiger Anhang an der Rute bei V. brevis finde. Dabei aber zeigen seine Skizzen in seinen Manuskripten ganz die richtigen Verhältnisse.

Die Größe der Drüsenzellen im distalen Teil stuft sich nun von hinten nach vorn ab. Unterhalb, ringförmig um die Papille liegen die offenbar noch jungen Zellen eng aneinandergepreßt

mit kleinen dichten Kernen. Im hintersten Teile finden wir die größten, sekretionstüchtigen, die auseinander gerückt sind. Die Kerne dieser letzteren Zellen sind die größten im Vitrinenkörper überhaupt. Sie übertreffen noch den Eikern und messen 30—45 μ. Das Kernplasma ist stark mit Chromatin durchsetzt, der Nukleolus wohlentwickelt. Zweck und Funktion der Drüse ist nicht mit Sicherheit anzugeben. Bei der Fixierung kommen Ausstülpungen des ganzen Organs vor, wobei die Papille nach einer Wiegmann-schen Skizze saugnapfartig aus dem Atrium hervorragt. Weil aber die Kopulation noch nicht beobachtet wurde, bleibt es immer fraglich, ob die Drüse ausschließlich als Reizorgan bei der Begattung dient. Durch die Sachlage bei V. elongata wird diese Annahme keineswegs verstärkt.

Die Pfeildrüse von V. elongata ist relativ bedeutend größer als der Penis. Die morphologische Differenz des Organs gegen V. brevis ist ziemlich erheblich. Das Atrium ist durch die ausgebuchteten Wände ihrer Ansatzstelle sehr geräumig und in die Quere gezogen, so daß es auf einem Transversalschnitt fast die ganze Körperbreite unterhalb des Verdauungstraktus einnimmt.

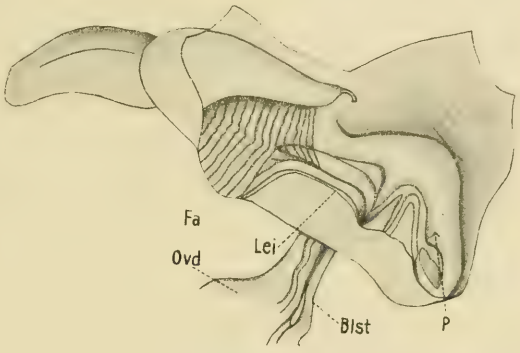
F. Wiegmann beschreibt diese Anhangsdrüse folgendermaßen: „Gegenüber der Einmündung des Penis tritt ein an seinem hinteren, freien Ende umgebogener, 2,4—2,7 mm langer, keulenförmiger Körper in die Vagina, der in seinem vorderen Teile von einer dicken Scheide umgeben ist, welche wieder in einer dünneren häutigen steckt. Äußerlich ist dieser Körper im oberen Teile von einer lockeren, schwammigen Schicht umgeben, nach deren Entfernung ein seidenglänzender, schlauchförmiger Blindsack zum Vorschein kommt, der in eine hackenförmig umgebogene, durchbohrte Chitinspitze ausläuft."

Die Verhältnisse sind richtig beobachtet, ihr Zusammenhang in physiologischem Sinne aber augenscheinlich unverstanden geblieben. An anderer Stelle gibt Wiegmann an, daß sich der innere, kolbige Teil mit der Spitze vollkommen aus der dünneren, häutigen Scheide herausziehen lasse.

In Wahrheit geht das aber nicht ohne ein wesentliches Zerreißen ab. Wie bei V. brevis stellt nämlich diese äußere Scheide wieder die schlauchförmige Ausstülpung des Atrium dar, die direkt unter dem Kopf der Drüse, wo dieser die gebogene Spitze aufsitzt, mit ihr allseitig, ringförmig verwachsen ist, so daß auch hier die eigentliche Drüse durch Muskelaktion und Blutdruck hin und hergeschoben werden kann.

Diese Partie des Atrium hat ein charakteristisches Innenrelief. Öffnet man jenes durch dorsalen Einschnitt, so fallen zuerst zwei kräftige Leisten auf, die parallel miteinander nach dem Blasenstiel hinführen (Textfig. 82).

Zweitens laufen senkrecht hierzu eine große Anzahl welliger Falten (Textfig. 82*F*), jedoch nicht total zirkulär, sondern nur auf dem Grunde der Innenfläche. Diese Falten zeigen, von hinten nach vorn sich verstärkend, eine mittlere Vorwölbung, die rinnenartig zu der Hauptrinne führt, welche durch die ersterwähnten Hauptleisten gebildet wird. Alles weist darauf hin, daß hier ein Abfluß von Sekret stattzufinden scheint. Ebenso fand ich stets die gebogene Hackenspitze des Drüsenkörpers in derselben Richtung geneigt.



Textfig. 82. Die geöffneten Endwege von Vitrina elongata.

Dieser Drüsenkörper selbst ist nun etwas komplizierter als es Wiegmann erschien.

Erstens ist er noch auf seiner Außenfläche über dem eigentlichen Drüsenmantel, dem „schwammigen Körper" Wiegmanns, von einer kräftigen Muskelhülle bedeckt, die selbst wieder ihr eigenes Epithel, von kubischer Zellform, hat. Zwischen das Epithel und die Muskelschicht, die vorwiegend sich aus Längsbündeln zusammensetzt, schiebt sich noch eine Bindegewebslage, die sich sehr stark färbt. Die Zellen weisen Chondroidstruktur auf, die Kerne sind sehr klein und dicht. Diese Zellschicht scheidet das gebogene Rohr an der Mündung ab. Nach dem oberen freien Ende zu nimmt diese Muskelhülle an Dicke ab. Darauf folgt die mächtige Drüsenlage, die in geschlossener Lagerung bis weit herunter den inneren Kern, den seidenglänzenden, schlauchförmigen Blindsack" Wiegmanns umgibt. Dieser besteht aus rein zirkulärer Muskulatur und umschließt ein zentrales Lumen, dessen Ausführungsgang die durchbohrte, feste Spitze am Ende

bildet. Die Innenfläche dieses Kanals ist wieder von Epithel ausgekleidet.

Es besteht also keine direkte Verbindung zwischen dem Drüsenlager und dem zentralen Abfuhrkanal, wie man erwarten sollte. Wir haben hier vielmehr den im tierischen Körper, meines Wissens seltenen Fall, daß das Sekret einer Drüse erst eine dicke Wandung passieren muß, um in seinen eigentlichen Ausführungsgang oder Sammelkanal zu gelangen. Denn in der Tat durchbricht die abgeschiedene Flüssigkeit der Drüsenzellen in lauter einzelnen Bächen die zirkuläre, dicke Muskelschicht und das Epithel des inneren Blindsackes auf seiner ganzen Länge, soweit ihm Drüsenzellen anliegen. Das Sekret setzt sich aus zwei verschiedenartigen Körpern zusammen, von denen einer das Medium, der andere die Emulsion darin bildet. Der erstere erscheint als eine klare Flüssigkeit, die in wabig verschmolzenen Fäden gerinnt. Er nimmt nur ganz geringe Färbung an. Der zweite besteht aus feinen Tröpfchen von verschiedener Größe und färbt sich mit Eisenhämatoxilin tief schwarzbraun. Beide Stoffe werden offenbar von denselben Zellen nebeneinander abgeschieden. Die zweite Sekretart, die mir das wesentliche zu sein scheint, läßt sich aber nicht in jeder geschnittenen Drüse feststellen. Ihre Abscheidung nimmt die Zellkerne, die bei der Sekretion der klaren Flüssigkeit noch keine auffällige Veränderung erkennen lassen, so stark mit, daß sie ihre Form ganz verändern und an Größe wie Chromatingehalt abnehmen. Sie besitzen dann unregelmäßig gelappte, meist mondsichelartige Gestalt und zwar liegt wie bei den Zellen der Fußdrüse der Ausschnitt im Kern auf der Seite des Sekretionszentrums.

Über die physiologische Bedeutung der Drüse gehen nun die Ansichten sehr auseinander.

Ihre Verschiebungsfähigkeit deutet auf eine Funktion bei dem Begattungsakt selbst.

Das Faltensystem dagegen, was ihr unteres Ende mit der Basis des Blasenstieles verbindet, auf eine Sekretüberführung nach der Samenblase. Hier finden sich nun gerade bei V. elongata so bedeutende Sekretmengen, daß sie nicht gut von dem Wandepithel der Blase allein abgeschieden sein können. Stets aber fehlt im Rezeptakulum der tropfenförmige, chromophile Stoff,

der überhaupt seltener angetroffen wird. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß er darum nur für die Kopulation gebildet wird.

Leider ist es auch mir trotz mannigfacher Versuche in verschiedener Richtung nicht gelungen, eine Kopula dieser Art zu beobachten und die Tiere fixieren zu können.

Der scharfe Beweis steht also noch aus.

Doch läßt sich aus der Lage der anatomischen Verhältnisse meines Erachtens mit ziemlicher Sicherheit der Rückschluß ableiten, daß der Drüse eine Doppelfunktion 1. zur Konservierung des Spermas Sekret ins Rezeptakulum, 2. Beteiligung beim Begattungsakt zukommt.

Soll nun aber für das letztere die Drüse als ein Reizorgan dienen?

Simroth vertritt in seiner Diskussion der Vitrinen (62) diese Ansicht. Dabei bereitet ihm aber der gebogene, hackenförmige Ausführgang Schwierigkeiten.

Genetisch homologisiert er diese Drüse mit dem Pfeilsack der Heliciden, eine Annahme, die viel Wahrscheinlichkeit für sich hat, wenn auch die augenblickliche, physiologische Funktion eine stark verschiedene ist. Als beweisende Momente führt er die Zonitiden an, bei denen der Ausführungsgang der Pfeildrüse einmal verkalkt, ein andermal als Pfeil auftritt.

Wenn er aber die gebogene Konchyolinröhre am Kopf der Drüse als altes Erbstück (das plötzlich aufgetaucht sein soll) rhabdozöler Würmer erklärt, weil z. B. bei Macrorhynchus ein gekrümmtes Chitinrohr als Giftstachel und Ausführgang von einzelligen Giftdrüsen am Atrium genitale vorkommt, so geht, meines Erachtens, damit die phylogenetische Betrachtung zu weit, weil wirklich beweiskräftige Tatsachen fehlen und die Krümmung der fraglichen, durchbohrten Spitze sich viel einfacher erklären läßt. Es wäre doch geradezu ungeheuerlich, daß sich dies gebogene Rohr nur in dem einen Fall bei der sonst keineswegs so primitiven Vitrine als Erbe aus der anderen Tierklasse erhalten haben sollte.

Ich erkläre mir die Krümmung durch die Beziehung zur Samenblase, in die doch ganz sicher Sekret aus der Drüse überführt wird.

Nach der Lage der Organe zueinander muß nämlich ein leicht gebogenes Rohr den Zufluß in den Blasenstiel wesentlich erleichtern. Daß sich die Biegung in der Normallage regelmäßig nach der Blasenstielmündung richtet, erwähnte ich ja bereits.

Daß beim Begattungsakt die Spitze auch als mechanisches Reizmittel diene, welches in die Haut des Partners eingestochen wird und danach erst Sekret ausfließen läßt, hält Simroth, abgesehen von der krummen Form, auch durch die Gestalt der obersten Spitze für unwahrscheinlich. Er zeichnet hier (62) eine richtige Saugplatte. Ich vermag bei allen untersuchten Drüsen nur einen leicht aufgebogenen Mündungsrand zu sehen. Der (vordere) Durchmesser dieses Randes beträgt aber 45 μ und ist damit immer noch um die Hälfte feiner als die Spitze einer dünnen Nähnadel, so daß ich nicht glaube, daß es praktische Schwierigkeiten haben würde, die Haut einer Schnecke damit zu durchstechen.

Die Beschreibung der Genitalien unserer einheimischen Formen wäre hiermit beendet. Wir können nur noch eine kurze Schlußkritik im Hinblick auf das Ganze anschließen.

Simroth läßt sich durch seine Hypothese von dem Ursprung der Pfeildrüse bestimmen, die bisherige engere Systematik innerhalb der Gattung zu ändern. Er schließt folgendermaßen: Ist die Pfeildrüse ein altes Organ, das sich schon bei Turbellarien findet, so sind die Formen unter den Vitrinen, die es besitzen, älter als jene, die es nicht besitzen. Erstere sind also vor jene zu stellen. Den Mangel der Pfeildrüse erklärt er einfach als Verlust im Laufe der Zeit, was also für V. pellucida und V. diaphana gelten würde.

Ich vermag mich dieser Anschauung nicht anzuschließen. Wir haben nicht die geringste Handhabe, um zu begreifen, warum die letzten beiden Arten die Pfeildrüse verloren haben sollen oder ein Anzeichen, daß sie sie jemals besessen hätten. Solange das fehlt, neige ich dazu, die Gruppe V. pellucida-diaphana wie die Gruppe V. elongata-brevis viel eher für gesonderten Ursprungs zu halten, und zwar so, daß V. pellucida als älter gegen V. diaphana, V. brevis als älter gegen V. elongata anzusehen ist im Sinne der geringeren Gehäusedetorsion.

Zusammenfassung der wesentlichsten Resultate.

1. In der Gattung Vitrina existieren bedeutende Abstufungen in der Ausbildung der Schale und zwar überwiegt nach der Zahl der Arten die Schalenrückbildung, die Detorsion.

2. V. pellucida aus der norddeutschen Tiefebene ist größer und weniger pigmentiert als der Artvertreter im deutschen Mittelgebirge. Das gleiche gilt in engeren Grenzen bezüglich der Färbung für V. diaphana.
3. Im Gegensatz zu den atlantischen Vitrinen und tropischen Vitrinen besteht bei den einheimischen Arten eine feste Wechselbeziehung zwischen Mantel und Schale.
4. Flimmerepithel auf der Hautoberfläche findet sich nur auf der Sohle, ausgenommen die Längsfurchen, bis zur Fußsaumrinne und am Spirakulum.
5. Es gibt zwei Formen einzelliger Schleimdrüsen in der Haut. 1. kleine, deren Sekret stark färbbare Körnchen führt und die in erster Linie in den Körperwandungen und der Sohle liegen; 2. große, mit vakuolig blasiger Struktur, die sich hauptsächlich im Mantel und der Dorsalseite des Schwanzes finden.
6. Die V. diaphana aus dem Lauchagrund ist auffallend arm an Hautdrüsen. — Wirkung des Aufenthalts — dauernd vom Wasser feuchte und besprühte Uferränder.
7. Bei allen Arten finden sich zwei bedeutende Drüsenfelder. Das erste entspricht Becks Nackendrüse von Buliminus. Das zweite umgibt das Spirakulum.
8. Im Dach des Fußdrüsenkanals sind zwischen das Epithel, Drüsenzellen mit homogenem Sekret, das sich um wenige Vakuolen bildet, eingeschoben.
9. Andrees Beschreibung der Fußdrüse von V. pellucida bedurfen der Korrektur.
10. Ostrakum und Hypoostrakum sind wenig entwickelt. Die Bildungszone für das Periostrakum in der Mantelrinne ist genau bestimmbar. Dagegen scheint die Absonderung der Kalkschale durch die gesamte Haut des Intestinalsackes zu erfolgen.
11. Die Schalenoberfläche der Embryonen trägt Poren, die vermutlich dem Stoffwechsel dienen und später verschwinden. Das Embryo besitzt noch keinen Kalk in der Schale.
12. Die Konzentration des Kolumellarmuskelsystems entspricht nicht der Schalenmorphologie.
13. Diskussion der Pigmentierung.

    Die Flachlandtiere sind schwächer pigmentiert als die Gebirgsformen.

Selbst wenn das Hautpigment fehlt, ist innere Färbung noch erhalten.

Kopfnerven und Gefäße haben Pigment. Diese Färbung fehlt den entsprechenden Teilen im Körperinnern.

Jedoch ist stets die Vesicula seminalis kräftig pigmentiert, trotzdem sie im Innern des Intestinalsackes eingebettet liegt.

Im ganzen scheinen lichtabgewendete Teile, Sohle, Mantelunterfläche usw., pigmentarm, exponierte Partien pigmentreich.

Diese Reaktion des Körpers auf Licht wird vom Organismus in verschiedenem Sinne vermutlich ausgenutzt.

14. Klarstellung der anatomischen und physiologischen Bedeutung des „SEMPERschen Organs".

Das „SEMPERsche Organ" ist kein einheitliches Organ in strengem Sinne.

Seinen Hauptbestandteil bilden die Ganglien der Mundlappen und die Ganglienknötchen der Oberlippe.

In zweiter Linie sind, bedingt durch die Geschichte des Organs, Drüsenzellenpakete, die sowohl die erstgenannten Ganglien umlagern, wie als freie Ballen verstreut in dem Raum zwischen Kopfhaut und Schlundkopf sich finden, hinzuzurechnen.

Es besteht aber keine Beziehung des fraglichen Organs zum Ernährungssystem in dem Sinne, daß es etwa als pharyngeale Speicheldrüse aufgefaßt werden darf. Letztere Deutung beruht auf einem totalen Mißverständnis.

15. Im Gaumendach findet sich vor der Schlundöffnung eine mit Flimmerepithel bedeckte und stark innervierte Querfalte, die vermutlich noch der Geschmacks- und Tastfunktion dient.
16. Die Zellen des Radulastützepithels sind an der Bildung der Subradulamembran beteiligt.
17. 12 Odontoblasten bilden bei V. brevis den Rachiszahn, 10 den Lateralzahn. Die einzelnen Zellen sind nach der RÖSSLERschen Benennung von α—ε genau zu bestimmen.

Für V. elongata, die eine kräftigere Radula hat, sind es vermutlich 14 resp. 13 Odontoblasten. Die Odontoblastenzahl für die Marginalzähne ist bedeutend geringer.

18. In den Speicheldrüsen finde ich nur zwei Zellarten.
19. Die Kalkzellen der Leber dienen sekundär der Resorption.

20. Im Mitteldarm findet ebenfalls noch Resorption statt.
21. Das Darmsystem ist allgemein kräftiger bei V. pellucida, einer rein herbivoren Form. Der Darm ist kürzer bei den Gebirgsvitrinen, die zum Teil karnivor sind.
22. Der N. opticus ist ein selbständiger Nerv.
23. Die Buccalnerven sind als sympathisches System noch sehr gering entwickelt.
24. Das vorderste Fußnervenpaar dient augenscheinlich nur dem Tastsinn.
25. Der Penisnerv entspringt hoch am Pedale.
26. Ein Geruchsorgan fehlt vollständig.
27. Die Linse im Auge wird höchstwahrscheinlich von den Beck-schen Zellen gebildet.
28. Die Statolithen werden von den Vakuolenzellen der Statocyste aus der Flüssigkeit, die letztere erfüllt, abgeschieden, denn man trifft sie darin in ganz verschiedener Größe, vornehmlich beim jungen Tier.
29. Durch die Detorsion der Schale tritt Querlagerung der Niere ein.
30. Die Schwanzblase oder Podocyste scheint ein zum Blutkreislauf gehöriges, motorisches Embryonalorgan zu sein.
31. Ureter und Enddarm münden durch eine Falte vom Atemraum geschieden bei allen Arten getrennt in den Atemgang.
32. Es existiert eine typische Harnfurche.
33. Der Ureterkopf ist bei V. pellucida taschenförmig erweitert und umfaßt bei allen Arten als Beutel die Nierenspitze.

    Am Ende des sekundären Ureters ist eine knopfförmige Papille ohne augenscheinliche Sonderfunktion.
34. Im primären Ureter fehlt alles sekretorische Epithel. Der histologische Aufbau dieses Teiles und der des sekundären Ureters ist einheitlich. Es besteht aus kubischem Epithel mir kurzem Flimmersaum. Diese Zellen entsprechen, wie Basalschnitte beweisen, den Sternzellen Plates.

    Dazwischen finden sich im ganzen Ureter die Hauben- oder Kalottenzellen Plates eingesprengt.
35. Die Nierenspritze liegt schräg zur Körperachse. Sie mündet zwischen Ventrikel und Atrium ins Perikard, jederseits mit zwei wulstigen Lippen. Ihr Epithel ist sehr niedrig.

    Die langen Zilien sind nicht immer nierenwärts gerichtet.

36. Diskussion über den Ort der Befruchtung auf Grund der im Rezeptakulum gefundenen Eier bei V. pellucida. Nach den Verhältnissen bei primitiven Landpulmonaten scheint die Vesicula seminalis zunächst der Selbstbefruchtung zu dienen. Die Selbstbefruchtung kann erfolgen bei Ausbleiben der Begattung. Kommt nun ein Tier, welches eigenes Sperma dort reservierte, doch noch zur Kopulation, so muß dies restlos ausgestoßen werden, wenn anders die Fremdbefruchtung nicht zwecklos erscheinen soll.

    Bei V. elongata scheint die Vesikula schon ausschließlich der Fremdbefruchtung zu dienen, wie das von Meisenheimer (28) für Helix pom. nachgewiesen ist. Der Fall bei V. pellucida ließe sich vielleicht dahin erklären, daß bei der Samenübertragung des Partners zwei Eier aus dessen Zwitterdrüse zufällig ausgeführt worden sind.

37. Entgegen Simroth ist der Penis von V. pellucida durchaus drüsiger Natur.

    Ebenso fehlen ihm Reizorgane nach Art der Zähne der Oncidiiden.

38. Bei der Kopulation zeigt der Grund des Blasenstieles, wo der Penis des Partners eingeführt wird, maximale Sekretion.

39. Der Drüsenabschnitt am Penis von V. diaphana ist nicht als Anhangsdrüse zu betrachten, mit der Pfeilsdrüse keinesfalls in Beziehung zu bringen. Er ist nur als quantitativ höhere Ausbildung desselben Organs bei V. pellucida anzusehen.

40. Die Pfeildrüse von V. brevis besitzt als Ausführgang eine gedrungene, durchbohrte Papille, der alle Cuticularbildungen fehlen und hinter der direkt die Drüsenzellen liegen, deren Sekret sie ableitet.

41. Die Befruchtungstasche von V. elongata ist höher organisiert als die von Helix.

42. Die Pfeildrüse letzter Art sitzt dem Atrium direkt, nicht der Vagina auf.

    Der gebogene Ausführgang ist eine Bildung des Bindegewebes.

    Simroths Theorie seines Ursprungs von Turbellarien her ist zurückzuweisen, weil die gebogene Form des Ausführungsganges durch die Beziehung zum Rezeptakulum sich viel leichter und näher erklärt.

Das Sekret der Drüsenzellen muß hier die dicke Zirkulärmuskelwandung des zentralen Kanals passieren, um in das sammelnde Lumen zu gelangen.

Die Pfeildrüse erfüllt vermutlich eine doppelte Funktion: 1. sondert sie ein Sekret ins Rezeptakulum ab, 2. wirkt sie vermutlich aktiv beim Begattungsakt selbst mit.

Es ist durch nichts belegt, daß V. pellucida und V. diaphana eine Pfeildrüse besessen haben.

Aus diesem Grunde müssen wir für beide Gruppen diphlytischen Ursprung annehmen, zumal, weil bei den Arten ohne Pfeildrüse die Gehäusedetorsion nicht soweit geht wie bei denen, die jene charakteristische Drüse besitzen.

Einige Daten aus der Geschichte und der Biologie der Vitrinen, sowie ihre Beziehungen zu nahestehenden Gruppen.

Nach der neuesten Systematik Simroths ist die Gattung Vitrina auf Grund so divergenter Typen wie z. B. V. pellucida und V. elongata bezüglich der Genitalien sind, zur Familie erweitert und wir erhalten folgende Übersicht, wenn wir die Anordnung nach steigender Differenzierung der Genitalien treffen:

α) Vitrinidae.
β) Urocyclidae.
γ) Limacidae.
δ) Limacidae mit Epiphallus und Spermatophore (Amalia).
ε) Südasiatische Halbnacktschnecken (Parmarion und Verwandte).
ζ) Helicarionidae (Aetiopien).
η) Hyalina.
ϑ) Zonites.
ι) Conulus.

Diese Einteilung umfaßt aber mit aller Wahrscheinlichkeit mancherlei heterogene Elemente, so daß genetische Zusammenhänge nicht etwa direkt daraus abstrahiert werden dürfen.

Sofort schalten sich bei der Frage nach der Phylogenie die drei letzten Gruppen aus, weil sie als beschalte Formen mit stärkerer Aufwindung als alle vorhergehenden, unmöglich etwa den Gipfel derselben Entwicklungsreihe darstellen können.

Unter den anderen sechs Gruppen sehen wir die Vitrinen an erster Stelle als die Formen mit den relativ primitivsten Genitalien.

Aber auch hier leiten sich nun nicht etwa die anderen fünf Gruppen von jenen her, sondern es besteht noch eine polyphyletische Zusammensetzung.

Die Gründe für diese Annahme sehe ich in einigen tiergeographischen und paläontologischen Daten, die ich ebenfalls Simrothschen Arbeiten entnehme (59, 62).

Demnach sind die ersten Pulmonaten aus dem Karbon bekannt, und zwar Pupa, Hyalina und Zonitesarten.

Eine Entwicklungsreihe geht dann nach Simroth von Hyalina über Daudebardia zu den Testacellen.

Eine andere von vitrinenähnlichen, unbekannten Stammformen einmal zu den Agriolimaces, zweitens von vitrinenartigen zu den echten Limaces und Amalien, zwischen denen wir ja in der Morphologie so manche verwandte Züge kennen gelernt haben. Ich erinnere nur an den Habitus, an den verwandten Kiefer, die Radula usf.

Die vitrinenähnlichen Formen sind kosmopolitisch, abgesehen von Südamerika.

Im ganzen läßt das auf hohes Alter der Familie schließen.

Echte Vitrinen finden sich in der Ost-Westrichtung von Asien, über Europa bis nach Nordamerika.

Nach Süden ist diese Zone bereits durch die Mittelmeerküste des afrikanischen Kontinents begrenzt.

In der äthiopischen Region werden sie durch die Helicarionarten, in der madagassischen durch die Urocycliden und auf den Comoren durch die Gattung Comorina vertreten.

Auch diese letzten drei Gruppen sind von phyletischem Gesichtspunkte aus abzutrennen, weil nicht genügend Momente dafür sprechen, ihnen mit den Vitrinen einen Ursprung zuzuerkennen.

Denn ganz ähnlich wie Südamerika ist auch Afrika vom oberen Karbon bis zum oberen Jura von den Nordkontinenten durch das Tetysmeer getrennt gewesen, während zwischen Nordamerika und Eurasien bis ins ältere Tertiär eine Verbindung durch die „Isländische Brücke“ bestand.

Es war echten Vitrinen also sehr wohl möglich, nach Nordamerika zu gelangen.

Die afrikanischen Formen aber könnten sich höchstens schon in sehr früher Zeit in Innerasien aus unbekannter Wurzel abge-

spalten haben und auf südwestlichem Wege in ihre Regionen gelangt sein, wo sie sich ganz unabhängig von den Typen in Europa entwickelt haben. Es bleiben uns daher für die asiatisch-europäisch-nordamerikanische Zone die Gruppen α), γ), δ), ε), der gegebenen Einteilung. Von ihnen bildet vermutlich die ε-Gruuppe die südasiatischen Halbnacktschnecken, den frühzeitig abgetrennten östlichen Flügel.

Ebenso aber muß die Abzweigung der Agriolimaces und Limaces bereits in Asien erfolgt sein, denn paläontologisch lassen sich in Europa nur die bereits scharf geschiedenen Typen echter Vitrinen einerseits, echter Nachtschnecken andererseits festellen.

Von den Vitrinen lassen sich in Europa drei anatomisch eigentümliche Gruppen nachweisen, die Simroth

als zirkumpolare,
als europäische Gebirgsgruppe und
als atlantische Gruppe (Inselvitrinen) unterscheidet.

Ihre morphologische Aufspaltung muß, wenn die Wurzel wirklich einheitlich war, was nach meiner Ansicht wegen der diskutierten Pfeildrüse gar nicht sicher ist, bereits im Mesozoikum vor sich gegangen sein, denn seit dem älteren Tertiär ist aus einer atlantischen Vitrine die Nacktschneckengattung Plutonia nachweislich entstanden, die anatomisch mit einer rezenten Azorenvitrine noch ganz übereinstimmt.

Überhaupt zeigen die Inselvitrinen die besten Entwicklungstendenzen innerhalb der drei Gruppen, denn bereits in Asien existiert in dem Limax coeruleus armeniacus eine ihnen nahe verwandte Form.

Außerdem sind sie alle bedeutend größer als die Vertreter des alpinen und zirkumpolaren Bezirkes.

Nur eine Art, eine mittlere Westform, nämlich V. major Drap. scheint sowohl nach Größe wie den Genitalien als ein Mittelglied zwischen den Insel- und den alpinen Vitrinen.

Zu letzterer Gruppe rechnet Simroth:

V. brevis, V. elongata, V. nivalis, V. truncata u. s., alles Arten, die eine Pfeildrüse besitzen.

Zum zirkumpolaren Kreise gehören:

V. pellucida, V. diaphana, V. angelicae und die nordamerikanischen Formen.

Ein Vertreter von Typus V. pellucida soll sich in Grönland finden.

Nach Sandberger (61) unterscheiden sich die fossilen Schalen von V. pellucida, V. diaphana und V. elongata aus dem Pleistozän Unterfrankens nicht von den rezenten. Wir haben also wohl auch in Zukunft von unseren einheimischen Formen keine großen Entwicklungen zu erwarten. Sie erscheinen eher im Rückgang begriffen, wenn man die früher notwendig geschlossene Besiedelung, die die Verbreitung ermöglicht hat, und die heute ziemlich enge lokalisierten Wohnbezirke vergleicht.

Im allgemeinen geht man nicht fehl, in all den dünnschaligen Formen die Reste der Pulmonatenfauna feuchterer Klimaperioden zu sehen, die mit glücklicher angepaßten Pulmonatenformen nicht mehr konkurrieren können, wie ein Vergleichen die Häufigkeitsziffer ergeben würde.

Was die weiteren Verwandtschaftsbeziehungen anbelangt, so erkannten wir, daß man bei den großen, vorhandenen Lücken, die nicht durch Tatsachen belegt sind, sehr stark auf Kombination und Vermutung angewiesen bleibt.

Literatur.

1) Amaudrut, A., La partie anterieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques gastéropodes. An. des scien. nat., 8. série, Zoologie, Tome VIII, 1898.
2) Angel, P., Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia. Arch. de Biologie, Tome XIX, 1903.
3) Barfurth, O., Über den Bau und die Tätigkeit der Gasteropodenleber. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXII, 1883.
4) Beck, C., Anatomie deutscher Buliminusarten. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XLVIII, Neue Folge XLI, 1912.
5) Behme, Th., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Harnapparates der Lungenschnecken. Arch. f. Naturg., Bd. XXV, 1889.
6) Bergh, R. S., Beiträge zur vergleichenden Histologie. Anatom. Hefte I, Bd. X, 1898.
7) Brock, J., Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIX, 1883.
8) Ders., Entwicklung des Geschlechtsapparates der Stylommetophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLIV, 1886.
9) Clessin, S., Deutsche Exkursionsmolluskenfauna, 1884.
10) Collinge, W. E., On the anatomie of the Vitrina irradians of Pfeiffer. Journ. Malacol., Vol. VIII, 1901.
11) Ellermann, W., Über die Struktur der Darmepithelzellen von Helix. Anat. Anzeiger, Nr. 16, 1899.
12) Flemming, W., Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. Arch. f. mikr. Anat., Bd. VI, 1870.
13) Fraisse, P., Über Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXV, 1881.
14) Geyer, D., Unsere Land- und Süßwassermollusken. Stuttgart 1911.
15) Goldfuss, Die Binnenmollusken Mitteldeutschlands. Leipzig 1900.
16) v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und die Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.
17) v. Iherins, H., Über den uropneustischen Apparat der Heliceen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLI, 1884.
18) Ders., Morphologie und Systematik des Genitalapparates von Helix. 1. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LIV, 1892.
19) Krahelska, M., Über den Einfluß der Winterruhe auf den histologischen Bau einiger Landpulmonaten. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XLVI, 1910.

20) Lagaze-Duthiers, H., Otocystes de Mollusques. Arch. de Zool. exper., Tome I, 1872.
21) Ders., Du système nerveux des mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques et d'un nouvel organ d'innervation. Arch. de Zool. expér. et gèn., Tome I, 1872.
22) Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Jena 1894.
23) Lehmann, A., Anatomie der lebenden Schnecken und Muscheln aus der Umgebung von Stettin.
24) Leydig, F., Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken. Arch. f. mikr. Anat., Bd. I, 1865.
25) Ders., Die Hautdecke und Schale der Gasteropoden nebst einer Übersicht der einheimischen Limacinen. Arch. f. Naturg. 1876.
26) Ders., Über das Gehörorgan der Gasteropoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. VII, 1871.
27) Meisenheimer, Joh., Die Weinbergschnecke Helix pomatia. Leipzig 1912.
28) Ders., Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorganges und der Eiablage von Helix pomatia. Zoolog. Jahrb., Abteil. System., Bd. XXV, 1907.
29) Ders., Die Entwicklung von Limax maximus. I. Teil. Dissertation.
30) Moquin-Taudon, Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France. Paris 1855.
31) Nabias, B., Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des Gastéropodes. Bordeaux 1894.
32) Nalepa, A., Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren. Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss. Wien 1883, Bd. LXXXVII.
33) Nusbaum, J., Die Entstehung der Spermatozoen aus der Spermatide bei Helix lutescens. Anat. Anz., Bd. XVI, 1899.
34) Pfeiffer, C., Naturgeschichte der deutschen Land- und Süßwassermollusken. 3 Bände.
35) Plate, L., Studien über ophistopneumone Lungenschnecken. I. Anatomie der Gattungen Daudebardia und Testacella. Zoolog. Jahrb., Abt., Anat. u. Ontog., Bd. IV, 1890.
36) Ders., Studien über ophistopneumone Lungenschnecken. II. Die Oncidiiden. Zoolog. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog., Bd. VII, 1893.
37) Ders., Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden. Zoolog. Jahrb., Abt. Morph., Bd. XI, 1898.
38) Ders., Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zoolog. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog., Bd. IX, 1896.
39) Pollonera, C., Monografia del Genere Vitrina. Atti accademia Torino, Vol. XXIV (XIX), 1884.
40) Prowazek, S., Spermatologische Studien. I. Arbeiten aus dem zool. Inst. Wien, Bd. XIII, 1902.
41) Retzius, G., Biologische Untersuchungen (Spermatozoen der Gasteropoden). Neue Folge, Bd. XIII.

42) Rolle, G., Die Renoperikardialverbindung bei den einheimischen Nacktschnecken und anderen Pulmonaten. Inaug.-Diss., Jena 1907.
43) Rössler, R., Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLI, 1885.
44) Rossmaessler, E. A., Iconographie der Land- und Süßwassermollusken. Dresden-Leipzig 1837, 3 Bände.
45) Sarasin, P. B., Über die Fußdrüse und drei Sinnesorgane einiger Gasteropoden. Würzburg. Zool. Arb., Bd. VI, 1883.
46) Schmidt, Ad., Der Geschlechtsapparat der Stylommatophoren. Berlin 1855.
47) Schmidt, W., Untersuchungen über die Statocyste unserer einheimischen Schnecken. Inaug.-Diss., Jena 1912.
48) Schnabel, H., Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXIV, 1903.
49) Schneider, Cam., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Neueste Auflage.
50) Schuberg, Untersuchungen über Zellverbindungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXIV, 1903.
51) Schubert, O., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Genitalapparates von Helix mit besonderer Berücksichtigung der Systematik. Arch. f. Naturg., Bd. LVIII, 1892.
52) Semper, C., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gasteropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. VIII, 1857.
53) Ders., Der feinere Bau der Molluskenzunge. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. IX, 1858.
54) Ders., Reisen im Archipel der Philippinen. Wissenschaftl. Teil. 3. Landmollusken. 1870—1894.
55) Simroth, H., Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches (Mollusca), Bd. III, 1912. Pulmonata.
56) Ders., Die Sinneswerkzeuge der einheimischen Weichtiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXVI, 1876.
57) Ders., Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLII, 1885.
58) Ders., Über die deutschen Nacktschnecken. Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. Leipzig, 1883.
59) Ders., Über den Liebespfeil der Vitrinen. Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. Leipzig, 1885.
60) Ders., Über die Vitrinen. Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. Leipzig, 1886/87.
61) Ders., Über das Alter und die Verwandtschaft der Lungenschnecken. Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. Leipzig, 1886/87.
62) Ders., Über das Geruchsorgan der Parmacella Olivieri. Zool. Anz., Bd. V, 1882.
63) Ders., Die Bewegung unserer Landschnecken, hauptsächlich erörtert an der Sohle der Limax cineroniger Wolf. 1878.
64) Ders., Beiträge zur Kenntnis der Nacktschnecken. Nova Acta Leopoldina, Bd. LI, 1890.

65) Simroth, H., Lissopode Nacktschnecken von Madagaskar, den Comoren und Maritius. Voeltzkows Reise in Ostafrika 1903—1905. Wissensch. Ergebnisse, Bd. 2, 1906—1910.
66) Ders., a) Neuere Arbeiten über die Verbreitung der Gasteropoden. b) Neuere Arbeiten über die Morphologie und Biologie der Gasteropoden. Zoolog. Zentralbl., Bd. VII, 1900.
67) Smidt, H., Die Sinneszellen der Mundhöhle von Helix. Anat. Anz., Bd. XVI, 1899.
68) Sochaczewer, D., Das Riechorgan der Landpulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXV, 1881.
69) Spengel, J. W., Das Geruchsorgan und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXV, 1881.
70) Stiasny, G., Die Niere der Weinbergschnecke. Zoolog. Anz., Bd. XXVI, 1903.
71) Taylor, Land and Freshwater Mollusca of the British isles. 1911. (V. pellucida.)
72) Thiele, Joh., Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Ein Beitrag zur Phylogenie der Tiere.
73) Wiegmann, F. †, Der sogenannte Liebespfeil der Vitrinen. Jahrb. d. Deutsch. malakozool. Gesellsch., Bd. XIII, 1886.
74) Ders., Sämtliche Manuskripte über die Vitrinen.
75) Yung, E., Recherches sur le sens olfactif de l'escargot. Arch. de Psychol, Tome III, 1903.

Verzeichnis der Tafelfiguren.

1. Eiweißzellen aus dem Mantel.
2. Zelle aus der Nackendrüse vor dem Sekretionsstadium.
3. Zelle aus dem Drüsenfeld am Spirakulum.
4a. Schnitt durch den hinteren Teil der Fußdrüse von V. pellucida.
4b. Drüsenzelle aus dem Dach des Fußdrüsenkanals.
5. Hälfte eines Transversalschnittes durch den Kopf von V. pellucida in der Region der drei Fühlerpaare.
6. Zellen aus den Drüsenpaketen am Mundlappenganglion. (Sempersches Organ.)
7. Sagittalschnitt durch die Odontoblasten von V. pellucida.
8. Resorptionszellen aus dem Mitteldarm von V. pellucida.
9a. Inaktive Resorptionszellen aus einer weiter hinten gelegenen Partie bei demselben Tier.
9b. Aus demselben Tier gewöhnliches Darmepithel.
10. Ureterepithel mit Kalottenzelle.
11. Schnitt durch das Genitalatrium von V. pellucida.
12a. Hautepithelzellen mit dazwischengeschalteten Nervenendigungen und einer Sinneszelle.
12b. Epithelzellen vom Mundlappen.
13a. Epithel aus der Mantelhöhle.
13b. Hautepithel ganz basal geschnitten; zeigt die Verbindung der Zellkörper gegeneinander.

Verzeichnis der Abkürzungen bei den Figuren.

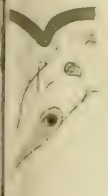
1. *AG* = Atemgang
2. *Aret* = Augenretraktor
3. *AGef* = Atemgefäße
4. *AS* = Atemsinus
5. *Atr* = Atrium
6. *bp* = Basalpunkt
7. *Blst* = Blasenstiel
8. *Car* = Kardia
9. *Cer* = Zerebrale
10. *Cret* = Kolumella-retraktor
11. *Da* = Darm
12. *dm* = dorsale Muskularis
13. *Dr* = Drüsen
14. *DrPe* = Drüsenteil des Penis
15. *DilM* = Dilatorenmuskeln
16. *DrK* = Drüsenkissen
17. *EiwDr* = Eiweißdrüse
18. *Ep* = Epithel
19. *F* = Flimmern
20. *Fa* = Falte
21. *FDr* = Fußdrüse
22. *Gag* = Gallengänge
23. *Gf* = Gaumenfalte
24. *GeAtr* = Genitalatrium
25. *hE* = hohes Epithel
26. *HF* = Harnfurche
27. *IL* = Innere Lippe
28. *jZ* = junge Zellen
29. *Ker* = Kerbe
30. *Kl* = Kloake
31. *K* = Kiefer
32. *Ku* = Kutikula
33. *lS* = linker Schalenlappen
34. *LH* = Lungenhöhle
35. *Lei* = Leisten
36. *L* = Leber
37. *LiN* = Lippennerv
38. *Ma* = Magen
39. *Mgl* = Mundlappenganglion
40. *Muf* = Muskelfasern
41. *MH* = Mundhöhle
42. *MZ* = Mittelzahn
43. *M* = Mitte
44. *MD* = Mitteldarm
45. *Mant* = Mantel
46. *MuSch* = Muskelscheide
47. *NiZ* = Nierenzipfel
48. *NaDr* = Nackendrüse
49. *N.ret.Ph.* = Pharynxretraktornerv
50. *N.Pf.Dr.* = Nerv. d. Pfeildrüse
51. *N. atr.* = Nerv. atrii
52. *N. peri.* = Nerv. peritentacularis
53. *NiFa* = Nierenfalten
54. *NiSp* = Nierenspritze
55. *Ostra* = Ostrakum
56. *Ovd* = Ovidukt
57. *Oes* = Ösophagus
58. *Periost* = Periostrakum
59. *Phar* = Pharynx
60. *PaN* = Pallealnerv
61. *Pro* = Prostata
62. *Pyl* = Pylorus
63. *PC* = Protocerebrum
64. *PN* = Penisnerv
65. *Pell. int.* = Pellucida interna
66. *Pigz* = Pigmentzellen
67. *Per* = Perikard
68. *PU* = Primärer Ureter
69. *Pap* = Papille
70. *Pro* = Prostata
71. *Pret* = Penisretraktor
72. *PfDr* = Pfeildrüse
73. *R* = Rektum
74. *Rec* = Receptaculum

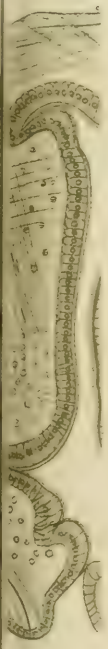
75. *RZ* = Resorptionszellen
76. *Mr* = Rückziehmuskeln
77. *RF* = Ringfalte
78. *SS* = Schalensaum
79. *SF* = Seitenfurchen
80. *Spir* = Spirakulum
81. *Sn* = Mantellippe (Schnibbe)
82. *SpDr* = Speicheldrüsen
83. *Se* = Sekretion
84. *SO* = SEMPERS Organ
85. *SpOvd* = Spermovidukt
86. *Schld* = Schlund
87. *SyN* = Sympathischer Nerv
88. *SeZ* = Sekretzelle
89. *SeU* = Sekundärer Ureter
90. *StZ* = Stützzelle
91. *UK — U* = Ureterkopf — Ureter
92. *UL* = Untere Lippe
93. *V.* = Ventrikel
94. *Ves* = Vesikula
95. *Wa* = Wall
96. *Ve* = Vene
97. *Vg* = Vagina
98. *Z* = Zelle

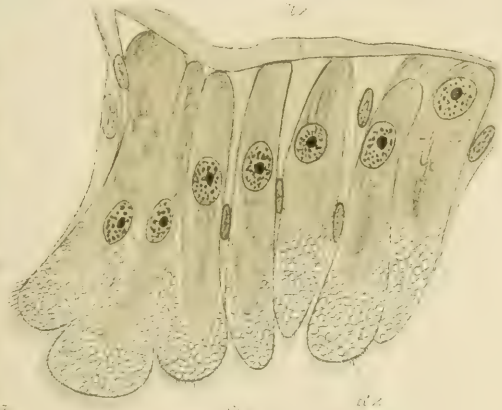
Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

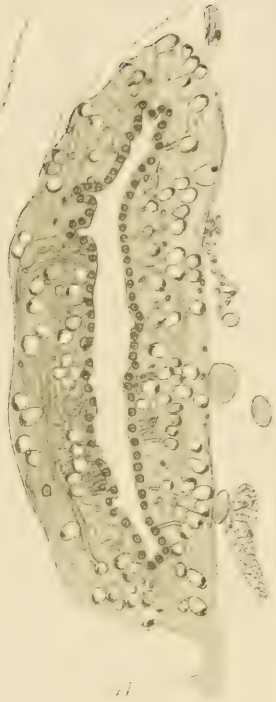
66531

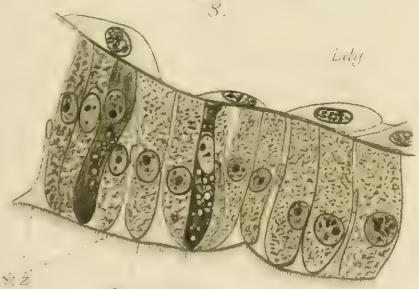
Verlag von Gu

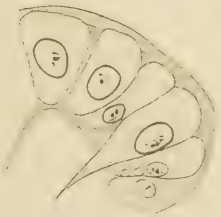


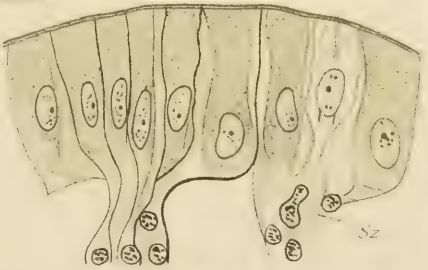












Eckardt gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00579 7832